

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК
КАЗАХСКОЙ ССР



С.Р. ШВАРЦМАН

**МАТЕРИАЛЫ
К ИСТОРИИ
МИКОФЛОРЫ
КАЗАХСТАНА**

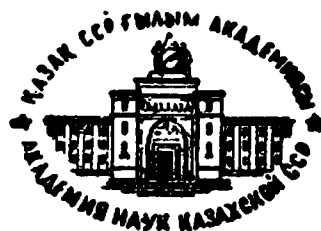
АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР

Институт ботаники

С. Р. ШВАРЦМАН

МАТЕРИАЛЫ К ИСТОРИИ МИКОФЛОРЫ КАЗАХСТАНА

*(Дополнение к II тому «Флоры споровых растений Казахстана.
Головневые грибы». С. Р. Шварцман, 1960)*



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР
АЛМА-АТА 1962

Настоящая работа является кратким изложением результатов многолетних исследований микофлоры Казахстана автором и ее учениками.

Для обширной территории Казахстана приводится обзор особенностей микофлоры соответственно ландшафтно-географическим зонам и вертикальным поясам; дается систематический обзор микофлоры с указанием особенностей распространения представителей отдельных таксономических рангов; устанавливаются эндемичные и реликтовые виды грибов; приводится анализ ареалов микофлоры Казахстана; освещается вопрос ее формирования на фоне геологической истории страны (палеомикология), начиная с палеозоя до наших дней, уделяя при этом особое внимание головневым грибам и их филогенезу.

Работа С. Р. Шварцман — оригинальная сводка, обобщение микологических исследований — представляет большой интерес не только для микологов, но и для специалистов смежных дисциплин: географов, ботаников, палеоботаников, агрономов и др.

ВВЕДЕНИЕ

За последние 20 лет флора грибов Казахстана подверглась довольно обстоятельному изучению. Этому способствовало развитие микологического направления в Институте ботаники АН КазССР и на кафедре ботаники Казахского государственного университета им. С. М. Кирова, исследованиями которых автор руководит с 1940 г.

Нет необходимости в данном обзоре останавливаться на истории и перспективах изучения микофлоры Казахстана, так как мы неоднократно касались этих вопросов (Шварцман, 1945, 1957, 1959). Отметим только, что в результате исследований, проведенных коллективом микологов в различных областях Казахстана, накоплен обширный материал по различным группам грибов, позволивший приступить к изданию десяти томного труда «Флора споровых растений Казахстана». Вышли из печати три тома, посвященные ржавчинным (Неводский, т. I, 1956), головневым (Шварцман, т. II, 1960) и мучнисто-росяным (Васягина, Кузнецова, Писарева, Шварцман, т. III, 1961) грибам. В настоящее время продолжают экспедиционные исследования в малоизученных районах республики, а также подбираются материалы, оформляются и подготавливаются к изданию последующие тома, охватывающие группы грибов: *Aphyllorphorales*, *Fungi imperfecti (Deuteromycetes)*, *Gasterales*, *Agaricales*, *Pyrenomycetales*, *Discomycetales*, *Archimycetales*, *Phycomycetales* и др.

Нет ничего удивительного в том, что при обширной территории Казахстана и огромном числе грибных организмов, наряду с широко распространенными, попадаются совершенно новые для науки виды, редко встречающиеся, до сих пор обнаруженные лишь в отдельных пунктах земного шара и известные в СССР только по находкам в Казахстане. Однако прежде чем приступить к этому обзору, мы кратко остановимся на естественно-исторических условиях Казахстана, которые, несомненно, влияют на их формирование.

Глава I

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК МИКОФЛОРЫ КАЗАХСТАНА

Территория Казахстана расположена в глубине Евразийского материка. Она занимает площадь в 2,7 млн. км². Устройство поверхности весьма сложно и разнообразно. Наряду с высокими снежными горами Алтая и Тянь-Шаня, достигающими свыше 5 км в высоту, на больших пространствах имеется мелкосопочный рельеф, степные и пустынные равнины. В пределы Казахстана заходит Западно-Сибирская, Прикаспийская, Туранская низменности и др. (Григорьев, Авсюк, Макеев, 1950; Назаревский, Рыбин, 1952).

Геологическая история в различных районах Казахстана изучена неодинаково. Здесь известны допалеозойские, палеозойские (кембрийские, силурийские, девонские, карбонские, пермские), мезозойские (триасовые, юрские, меловые), кайнозойские (третичные и четвертичные) отложения (Шлыгин, 1952).

Климатические особенности Казахстана, по данным различных авторов (Григорьев, 1944; Чубуков, 1950; Утешев, 1952, 1959 и др.), довольно сложны и по системе Л. С. Берга могут быть представлены следующими четырьмя микроклиматическими зонами: климат умеренных лесов на крайнем севере; климат степей для большей части северной половины территории республики; климат внетропических пустынь, расположенных южнее, для пустынных ландшафтов, и климат горных областей для Алтая, Тарбагатая, Джунгарского Алатау, Заилийского Алатау, Чу-Илийских гор, Каратау и др. Главной чертой климата Казахстана является его резкая континентальность и крайняя засушливость.

Почвенный покров Казахстана резко меняется в направлении с севера на юг, а в горах — с нижних к верхним поясам, что проявляется в чередовании почвенных зон и подзон, обусловленным зональным, а также вертикально поясным изменением климата и растительности.

Площади основных типов почв, по данным М. А. Глазовской (1952), представлены в следующем виде: черноземные почвы ковыльно-разнотравных степей (составляют 7,1%); темнокаштановые почвы сухих степей (13,85%); светлокаштановые почвы пустынных степей (12,50%); бурые почвы полынно-солянковых пустынь (32,1%); сероземы типичные эфемеровых пустынь (3,75%); солонцы, солончаки и сильно солонцеватые почвы (6,73%); пески бугристые, грядовые, барханные (9,01%); пески боровые (0,42%) и почвы горных областей (8,52%).

Флора и растительность Казахстана, как ископаемая, так и современная, издавна привлекали внимание многих исследователей.

Результаты изучения палеозойской, мезозойской и кайнозойской флор суммированы В. С. Корниловой (1959). Они свидетельствуют о том, что в настоящее время в Казахстане не только известны местонахождения упомянутых флор в отдельных пунктах, но и установлены их региональные особенности в целом. Это дало возможность проследить основные этапы развития каждой флоры и геологическую обстановку, способствующую расселению цветковых и споровых растений.

Современный сложный рельеф, разнообразные климатические и почвенные условия Казахстана обусловили развитие на его территории своеобразного растительного покрова, в сложении которого приняли участие многие типы растительности (леса, луга, степи, пустыни).

Общую численность флоры высших растений Казахстана из-за отсутствия полной и законченной сводки Н. В. Павлов (1947) исчисляет в количестве около 5000 видов. Что же касается ее происхождения, то до последнего времени, как отмечает Н. В. Павлов (1959), она считалась производной окружающих Казахстан самобытных областей: Европейской части СССР, Южной Сибири и главным образом Средней Азии, и на наличие в ней эндемичных элементов не обращалось должного внимания. В настоящее время вследствие обработки и выхода в свет многотомного труда «Флора СССР» и первых томов «Флоры Казахстана» эндемики и реликты Казахстана стали привлекать к себе внимание исследователей. Средний процент эндемизма, по данным Н. В. Павлова (1959), составляет 17—18%, причем наибольшее количество эндемиков падает на обширные полиморфные роды (*Poa*, *Agropyron*, *Allium*, *Astragalus*, *Oxytropis*, *Lappula*, *Artemisia*, *Parrya*), что свидетельствует о молодом прогрессивном неоэндемизме.

Так как грибы и особенно паразитные организмы связаны в своем распространении и развитии с питающими растениями и в ряде случаев превосходят их по числу на террито-

рии той или иной страны, то можно предположить, что общее число видов грибов в Казахстане окажется значительно большим, чем количество высших растений. Доказательством этого могут быть имеющиеся у нас материалы, касающиеся распределения грибов, зарегистрированных в Казахстане на некоторых жизненных формах растений: деревьях (хвойных и лиственных), кустарниках (горных и пустынных) и травянистых растениях различных местообитаний. На одном питающем растении могут обитать многие виды грибов. Так, например, на пихте сибирской — *Abies sibirica* Ledeb. — найдено около 150 видов грибов (Шварцман, 1954); на ели тяньшанской — *Picea Schrenkiana* Fisch. et Mey. — Б. И. Кравцев (1948) зарегистрировал 41 вид, а всего учтено в настоящее время 96 видов, из которых 19 приходится на миксомицеты (Головенко, 1957); на сосне обыкновенной — *Pinus silvestris* L. — выявлено 25 видов (Шварцман, 1946, 1950, 1951, 1955); на разных видах ив — *Salix* — 35, а на тополях — *Populus* — 38 видов грибов (Кравцев, 1950); на грецком орехе — *Juglans fal-lax* Dode — 29 видов грибов (Шварцман, 1956); на видах берез — *Betula* — обнаружено около 100 видов грибов (Шварцман, Леонова, Антипова, 1955), на видах вяза — *Ulmus* — 26 видов, на дикой яблоне — *Malus Sieversii* (Ledeb.) Roem. — 25 видов грибов (Кравцев, 1948) и т. д.

Наряду с грибами — сапрофитами, паразитами и микоризообразователями, приуроченными к определенным питающим растениям, известны виды, характеризующие то или иное растительное сообщество в целом. Вопрос о связи грибов с различными растительными сообществами разработан чрезвычайно слабо. Здесь следует упомянуть работы Ж. Массар (Massart, 1910), М. Ф. Короткого (1912), Ю. Цинзерлинга (1922), А. А. Ячевского (1922, 1933) и некоторых других, в которых авторы обращают внимание на важность изучения этого вопроса, так как в силу своей многочисленности и разнообразия грибы имеют большое значение не только в мезофитных, но и в ксерофитных, а также в галофитных условиях. Остановимся на особенностях микофлоры ландшафтно-географических зон Казахстана.

Лесостепная зона

Граница лесной зоны далеко не достигает северного рубежа Казахской ССР. Ее переходное образование — сибирская березовая лесостепь — своей южной окраиной заходит в северные пределы Уральской и Кустанайской областей и занимает всю территорию Северо-Казахстанской области. Здесь, как отмечает Н. В. Павлов (1948, 1949), нет сплошного распространения березовых «колков», как в Сибири; они встреча-

ются отдельными островками. Березовая лесостепь представляет собой характерный бореальный тип, выполняющий функцию проводника в степные пределы более северных видов растений. Местами вместе с березовыми колками встречаются влажные западины, на которых произрастают осина, бореальные виды ив, северные орхидеи и осоки. Березовые и осиново-березовые леса (колки) чередуются с остепненными лугами и разнотравными ковыльными степями. По северной окраине Казахстана Н. В. Павлов (1948) насчитывает около 1400—1500 видов. На севере Западного Казахстана нагорным берегам реки Урал свойственны дубово-вязовые широколиственные насаждения с травяным покровом из ландыша или ежевики. Эта растительность сформировалась не за счет собственно казахстанских степных элементов, свойственных зоне, в которой она расположена, а является реликтовым и обедненным простиранием к югу горного широколиственного лесного типа южной оконечности Уральских гор (Павлов, 1947, 1948).

Продолжительность вегетационного периода этой зоны длится от 160 до 170 дней, а сумма среднесуточных температур воздуха выше 10°C составляет 2100° и меньше. Низкие зимние температуры (средняя температура января —16°) достигают в отдельные дни —46, —50°, а высокие летние (средняя июля 19—21°) достигают 40—41°. Испаряемость в течение лета в два-три раза превышает атмосферные осадки. Среднее годовое количество их варьирует от 242 до 315 мм, причем наибольшее количество осадков (80%) выпадает за теплый период.

Зарегистрированные в лесостепной зоне грибы в основном типичны для всей умеренной зоны северного полушария. Среди них преобладают виды семейства *Polyporaceae*, из которых одни вызывают внутренние гнили стволов и корней растущих деревьев, а другие поселяются на мертвой древесине.

Так, наибольшее распространение в дубово-вязовых, тополево-вязовых и тополево-ивовых насаждениях, произрастающих на нагорных и низменных берегах р. Урал, имеют: *Phellinus igniarius* (L.) Quél., *Fomes fomentarius* (L.) Gill., *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Bond. et Sing., *Phellinus lonicerinus* (Bond.) Bond. et Sing., *Polyporus brumalis* (Pers.) Fr., *Pluteus pellitus* Quél., *Lentinus tigrinus* (Bull.) Fr., *Pleurotus pantoleucus* Fr., *Daedalea quercina* L. и другие.

Почвенные макрофиты — *Boletus edulis* Bull. var. *quercicola* Vassilkov, *B. duriusculus* Schulz., *Lactarius insulsus* Fr., *Amanitopsis vaginata* (Bull.) Rose var. *fulva* Schäff., *Russula fellea* Fr., *Inocybe rimosa* (Bull.) Fr., *Scleroderma aurantium* (Vall.) Pers., сопровождающие отдельные древесные породы в местах их естественного произрастания, образуют у них микоризы (Шварцман, Леонова, 1955).

На видах берез в лесостепной зоне обитают: *Merulius tremellosus* (Schr.) Fr., *Tyromyces lacteus* (Fr.) Murr., *Bjerkandera adusta* (Willd.) Karst., *Gloeoporus dichrous* (Fr.) Bres., *Hapalopilus nidulans* (Fr.) Karst., *Piptoporus betulinus* (Bull.) Karst., *Fomes fomentarius* (L.) Gill., *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil., *Phellinus igniarius* (L.) Quél., *Polyporus varius* Pers. var. *nummularius* Bull., *P. brumalis* Pers., *P. arcularius* (Batsch.) Fr., *Coriolus versicolor* (L.) Quél., *C. zonatus* (Nees) Quél., *C. pubescens* (Schum.) Quél., *C. hirsutus* (Wulf.) Quél., *Pseudotremetes gibbosa* (Pers.) Bond. et Sing., *Antrodia stereoides* (Fr.) Bond. et Sing., *Daedaleopsis confragosa* (Bolt.) Schroet., *Lenzites betulina* (L.) Fr. и многие другие. Среди упомянутых грибов мы видим обычные для широколиственных лесов Европы и Америки виды (Шварцман, Леонова, Антипова, 1956; Кравцев, 1950).

Древние водные трассы, по мнению Н. В. Павлова, способствовали проникновению в Северный Казахстан обыкновенной сосны, как наиболее выносливого лесного вида. Вследствие этого в Кустанайской и Карагандинской областях наблюдаются островные сосновые боры, а вдоль р. Иртыша — ленточные сосновые боры. Найденные здесь грибы хорошо известны как широко распространенные представители голарктической микофлоры. Из наиболее часто встречающихся следует назвать: *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst., *F. pinicola* (Sw. ex Fr.) Karst., *Phaeolus Schweinitzii* (Fr.) Pat., *Phellinus pinii* (Thore ex Fr.) Pil., *Coriolellus squalens* (Karst.) Bond. et Sing., *Hirschioporus abietinus* (Dicks. ex Fr.) Donk, *H. fusco-violaceus* (Ehrenb. ex Fr.) Donk, *Gloeophyllum sepiarium* (Wulf. ex Fr.) Karst., *Armillaria mellea* (Vahl.) Fr. и другие.

Особое внимание было нами уделено изучению гриба *Phaeangium* (*Cenangium*) *kazachstanicum* (Schwarzman) N. Naumov и его несовершенных стадий *Dothichiza kazachstanica* Schwarzman и *Cytospora kazachstanica* Schwarzman, как возбудителя усыхания сосны в лесах Северного Казахстана. Впервые он был описан С. Р. Шварцман в 1946 г. под названием *Cenangium kazachstanicum* и отнесен к подроду *Phaeangium*, выделенному Saccardo. При этом было высказано мнение о возможности возведения упомянутого подрода в род того же названия, что впоследствии сделал Н. А. Наумов (1954). Виды этого рода, в отличие от других семейств *Cenangiaceae*, характеризуются окрашенными спорами, о которых А. А. Ячевский (1913) писал, что представители его в России неизвестны. При просмотре эксикатов *Cenangium abietis* Rehm, хранящихся в микологическом гербарии Отдела споровых растений Ботанического института АН СССР, привлек наше внимание один образец, присланный А. Яворским из б. Енисейской губ. (с. Пановское на р. Хатанге, 10 мая 1921 г.). Н. О. Каттер-

фельд, определивший данный гриб, на этикетке сделал пометку: «Споры вначале бесцветные, потом коричневые». Подтвердить достоверность этого мы не смогли, так как образец оказался полностью разрушенным. Вполне возможно, что в данном случае был найден если не тот же гриб, то очень близкий к описанному нами. Мы привели этот факт для того, чтобы отметить, что и грибы зачастую помогают ботаникам решать вопросы, связанные с происхождением тех или иных растений на определенной территории. В данном случае подтверждается связь насаждений сосны в Казахстане с насаждениями Сибири (Шварцман, 1946, 1951, 1955).

Из других грибов, сопутствующих сосне, следует упомянуть *Lophodermium pinastri* Chev., *Naemascyclus niveus* Sacc., *Phacidium infestans* Karst. Они широко распространены и зачастую вызывают массовые повреждения насаждений.

Интересной микологической находкой является обнаружение Н. М. Леоновой в 1953 г. на листьях осины — *Populus tremula* L. — гриба, относящегося к роду *Fusicladiopsis* sp. Этот род был выделен Н. И. Васильевским и Б. П. Каракулиным (1937). Входящие в него три вида, обитающие один на стеблях *Euphorbia*, другой — на плодах и листьях видов *Prunus*, а третий — на листьях *Haplophyllum*, похожи на *Fusicladium*, но конидии развиваются цепочками. Найденные ею также виды *Septoria* на листьях желтой акации, *Rhodoseptoria* sp. на листьях черемухи, *Taphrina* sp. на листьях татарского клена резко отличаются от близких видов и, возможно, окажутся новыми.

В различных растительных сообществах был обнаружен довольно разнообразный состав напочвенных макрофитов, из которых упомянем: *Boletus (Xerocomus) pulverulentus* Opat., *B. subtomentosus* L., *B. variegatus* Schwartz., *B. (Ixocomus) granulatus* L., *B. edulis* Bull., *B. (Krombholzia) scaber* Bull., *B. versipellis* Fr. var. *rufescens* (Secr.) Vassilkov, *B. versipellis* Fr. var. *aurantiacus* (Bull.) Vassilkov, *Lactarius resimus* Fr., *L. scrobiculatus* (Scop.) Fr., *L. torminosus* (Schäff.) Fr., *L. plumbeus* Fr., *L. vietus* Fr., *L. deliciosus* Fr. var. *picei* Vassilkov, *L. flexuosus* Fr., виды родов *Russula*, *Cantharellus*, *Craterellus*, *Lepiota*, *Paxillus*, *Amanita*, *Hydnum*, *Sparassis*, *Helvella*, *Sclerotinia*, *Calvatia*, *Lycoperdon* и многие другие. Из подземных макрофитов обнаружен *Rhizopogon luteolus* Fr. (Шварцман, 1945, 1946, 1948, 1950, 1951, 1955, 1958, 1959).

Что же касается микофлоры остепненных лугов и луговых степей в лесостепной зоне, приуроченных к склонам балок, опушкам лесов, окраинам понижений на водоразделах и т. п., где господствуют злаки, с большей или меньшей примесью разнотравья, то ей характерны черты, еще более выраженные в степной зоне, к характеристике которой мы и перейдем.

Исходя из тех фактов, что формации «бетулярного ком-

плекса», широколиственные и светлохвойные сосновые леса зародились в третичное время и представляют собой более или менее обедненные Тургайские леса, сформировавшиеся еще в плиоцене (Лавренко, 1938; Клеопов, 1941; Криштофович, 1946; Сочава, 1946; Тихомиров, 1946; Васильев, 1946 и др.), то можно предположить, что как паразитная, так и сапрофитная микофлора сопутствовала им на всем историческом пути их развития, что подтверждается обнаружением в ископаемом состоянии третичного периода многих ныне живущих групп грибов.

Степная зона

Степная зона, охватывающая Северный и большую часть Центрального Казахстана, расчленяется на две широтные подзоны разнотравно-злаковых степей (с севера) и злаково-разнотравных или злаковых (с юга). Продолжительность вегетационного периода, по сравнению с предыдущей зоной, увеличивается до 170—180 дней, а сумма среднесуточных температур выше 10°C достигает 2100—2300°. Годовое количество осадков составляет 200—300 мм, из которых максимум (70—80%) приходится на теплое полугодие. Средние годовые температуры лежат в пределах 1—4°, при годовых амплитудах 37—43°. Средняя температура января равна —15, —18°, а в отдельные дни —42, —49° и даже —54°. Почва промерзает на 150—175 см, а местами — до 220 см. Максимальная температура в июле 18—24°, а абсолютный максимум 37—43°.

Микофлора этих степей весьма разнообразна и состоит из видов, обитающих как на диких, так и культивируемых растениях. Она носит в основном ксерофильный характер. Здесь, по данным М. П. Васягиной (1956, 1957, 1959), преобладают виды *Sphaeropsidales*, *Uredinales* и *Erysiphaceae*, приспособленные к пониженной влажности и резким температурным колебаниям. Им количественно уступают виды других систематических групп грибов. Остановимся на следующих примерах.

На ценозоообразователях разнотравно-злаковых степей *Stipa rubens* P. Smirn. и *S. capillata* L. паразитируют *Ustilago Williamsii* (Griff.) Lavrov, *Tranzscheliella otophora* Lavrov, *Uromyces stipinus* Tranz. et Eremeeva, *Puccinia stipina* Tranz., а на *Festuca sulcata* Hack. — *Ustilago festucarum* Liro и на *Koeleria gracilis* Pers. — *Puccinia longissima* Schroet.

Помимо дерновинных злаков, здесь произрастает двудольное разнотравье, кроме зонтичных — *Peucedanum ruthenicum* М. В., *P. alsaticum* L., с обитающей на них *Puccinia rugulosa* Tranz. и порезника — *Libanotis sibirica* С. А. Mey. с *P. libanotidis* Lindr. обильны полыни, на которых развивается *P. absinthii* DC., василистник с *P. agropyrina* Eriksson, синеголовник с

P. isiacae (Thüm.) Wint., подмаренник с *P. punctata* Link и др.

Из реликтовых элементов, участвовавших в формировании разнотравно-злаковых степей, Н. В. Павлов (1948) упоминает горные виды альпийского или даже арктоальпийского характера, которые во время нагорных оледенений спустились в равнинные степи, где они в настоящее время широко распространены. Это будут следующие виды с характерной для них микофлорой: *Puccinia avenastri* Lavrov, *Hendersonia avenastri* Lavrov, *Dinemasporium gramineum* Lév. на видах *Avenastrum*; *Uromyces poae* Rabenh. на видах *Poa*; *Phragmidium potentillae* (Pers.) Karst., *Marssonina potentillae* (Desm.) Magn., *Septoria potentillae* Thüm. и др. на видах *Potentilla*; *Sphaerotheca macularis* Magnus f. *chamaerhodosi* M. Vasjagina обитает на *Chamaerhodos erecta* L. Этот гриб, описанный по сборам в Тарбагатае, может быть найден в степной зоне, где встречается питающее растение.

Из азональных включений следует назвать представителей мезофильных лугов и развивающихся на них грибов: *Erysiphe graminis* DC. f. *agropyri* Jacz., *Epichloe typhina* (Pers.) Tul., *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul., *Ustilago aculeata* (Ule) Liro, *U. agrestis* Syd., *U. bullata* Berk., *Puccinia graminis* Pers., *P. persistens* Plowr., *Septoria agropyri* Ell. et Ev., *S. agrestis* Sacc. и др. на *Agropyron repens* (L.) P. B.; *Ustilago Sumnevicziana* Lavrov на *Puccinellia distans* (L.) Parl.; *Ustilago calamagrostis* (Fuckel) Clinton, *Puccinia coronifera* Kleb., *Selenophoma nebulosa* (Rostr.) Lavrov на *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. и др.

На некоторых видах *Cirsium* паразитирует несколько форм *Erysiphe cichoracearum* DC. На севере Кустанайской области Н. Г. Антипова в 1960 г. обнаружила гриб на *Cirsium arvense* L., который оказался новой формой, относящейся к виду *Erysiphe communis* Gréville f. *cirsii* Antipova (1961).

О микофлоре лесной растительности, приуроченной к выходам гранитов (сосновые леса), к северным склонам (низкорослые березняки) и к днищам лощин (ивово-березовые заросли), было сказано выше. Здесь в основном встречаются те же виды.

В связи с уменьшением осадков и усилением засоленности почв наблюдается еще большая ксерофитизация растительного покрова злаково-разнотравных или злаковых степей. Наряду с дерновинными злаками, о микофлоре которой шла речь, встречаются азональные включения, представленные растениями мезофильного луга (*Pyrenophora teres* (Died.) Drechs., *Diplodina graminea* Sacc., *Hendersonia triticina* Lobik, *Septoria graminum* Desm. на *Hordeum brevisubulatum* Jon.; *Claviceps purpurea* Tul. на *Aneurolepidium paboanum* (Claus) Nevski; *Puccinia aeluropidis* Ricker на *Aeluropus litoralis* (Gouan) Parl. и др.), а также экстразональные виды, обычно обитаю-

щие в пустынной зоне (*Uromyces kochiae* Syd. на *Kochia prostrata* (L.) Schrad. и т. п.).

Из интересных микологических находок следует упомянуть *Polyporus rhizophilus* (Pat.) Sacc. — редкого и единственного трутовика, паразитирующего у основания стеблей *Festuca sulcata* Hack., *Stipa Lessingiana* Trin. et Rupr., *Lasiagrostis splendens* (Trin.) Kunt. в Карагандинской области (Васягина, 1959, 1960), и *Stipa capillata* L., *Elymus angustus* Trin. в Семипалатинской области (Бондарцев и Кравцев, 1952; Бондарцев, 1953). Вне Казахстана он известен в Волгоградской области, а также в степях Центральной и Южной Европы, Северной Африки и по берегам Средиземного моря.

Обнаруженные здесь подземные и наземные макрофиты относятся в основном к видам *Gasteromycetes* и *Agaricales*. Из гастеромицетов особый интерес представляет первая находка для СССР — *Gastrosporium simplex* Matt. Этот гриб был собран Е. И. Андреевой в 1957 г. в 18 км юго-западнее оз. Жаркуль в грудницево-типчаково-ковылковой ассоциации, компонентами которой являются: *Stipa Lessingiana*, *Festuca sulcata*, *Bromus inermis*, *Agropyron pectiniforme*, *Koeleria gracilis*, *Artemisia austriaca*, *Potentilla humifusa* и др. Он впервые был описан по сборам из Италии и в настоящее время, кроме Казахстана, известен в степях Чехословакии, Швейцарии, ГДР, ФРГ, Польши и Пакистана. Помимо него, зарегистрированы: *Calvatia caelata* (Bull.) Morg., *C. candida* (Rostk.) Hollós, *C. lilacina* (Berk. et Mont.) Lloyd, *Mycenastrum corium* (Guersent) Desvaux, *Endoptychium agaricoides* Czern., виды *Lycoperdon*, *Disciseda*, *Bovista* и др. Из агариковых довольно многочисленны виды рода *Agaricus*, среди которых редко встречающийся *A. tabularius* Peck (Шварцман, 1958, 1959).

Казахский мелкосопочник расположен в степной зоне и на севере пустынной зоны Западного и Центрального Казахстана. Он представляет складки Уральского хребта, затухающие к востоку. Микофлору Мугоджар изучала Н. Ф. Писарева (1961), а микофлору мелкосопочника Центрального Казахстана — М. П. Васягина (1956, 1959, 1960).

Мугоджары вследствие того, что южная оконечность их простирается в зону северных полынных пустынь, а северная — в зону южной злаковой степи, на всем протяжении характеризуются однообразной степной или пустынно-степной растительностью нередко комплексного характера (Базинер, 1865; Сушкин, 1908; Русанов, 1927; Дохман, 1934, 1936, 1954 и др.).

Анализ генезиса флоры Мугоджар позволил Г. И. Дохман (1954) объединить обнаруженные виды в следующие группы: виды с ограниченным ареалом, в основном распространенные в пределах южных горных систем (Саян, Алтай, Тянь-Шаня

и реже — в Казахском мелкосопочнике) и характеризующиеся разрывом ареалов в пределах Тургайского столового плато; виды бореальные лесостепные, лесные и болотные, встречающиеся за пределами своих зональных местообитаний по сырым пониженным местам; виды западные, для которых Мугоджары являются восточным пределом их распространения; виды восточные, юго-восточные и южные, в основном распространенные в Туранской низменности и Устюрте; виды, относящиеся к немногим мугоджарским эндемам.

В результате изучения микофлоры Актюбинской области Н. Ф. Писаревой выявлено более 350 видов и 56 форм грибов, относящихся к 110 родам, 29 семействам и 16 порядкам, из которых 50,5% составляют паразиты и 49,5% сапрофиты. На Мугоджары приходится 128 видов и 31 форма грибов, распределяющихся по систематическим группам следующим образом. На первом месте по числу видов находится *Sphaeropsidales* — 41, им уступают: *Uredinales* — 32, *Hyphomycetales* — 15, *Perisporiales* — 10 (30 форм), *Agaricales* — 9, *Gasteromycetales* — 7, *Peronosporales* — 5, *Melanconiales* — 2 и др. Наряду с широко распространенными видами, встречающимися и в других экологических условиях Актюбинской области, собраны такие, которые отмечены впервые для СССР или Казахстана. Некоторые образцы, после дополнительной проверки, лягут в основу первоописания видов, относящихся к различным систематическим группам грибов (*Leptosphaerulina*, *Triphragmium*, *Cercospora* и др.).

К редким находкам следует отнести: *Erysiphe parnassiae* (Halsted) Jacz. на *Parnassia caroliniana* Michx — ранее была известна только в Сев. Америке, а теперь она отмечена в СССР по находке в Мугоджарах на *Parnassia palustris* L.; *Uromyces arenariae* Tranz. на *Arenaria longifolia* M. B. — впервые отмечается для Казахстана.

Некоторые виды грибов обнаружены на питающих растениях, на которых они раньше не были известны: *Melampsora euphorbiae-gerardiana* W. Müll. на *Euphorbia uralensis* Fisch., *Puccinia bullata* (Pers.) Winter на *Seseli strictum* Ldb., *Uromyces caryophyllinus* (Schränk) Wint. на *Gypsophila diffusa* Fisch. и др.

Головные грибы в Мугоджарах не были отмечены, но в количестве 14 видов, относящихся к 6 родам, они найдены главным образом в степной части области. Из интересных находок назовем: *Ustilago custanaica* Lavrov на *Poa pratensis* L. — гриб описан по сборам в окрестностях Кустаная, а затем найден Н. Н. Лавровым в окрестностях Актюбинска и нигде больше пока не обнаружен; *Urocystis hierochloae* Murashk. на *Hierochloë odorata* (L.) Wahlb. — описан К. Е. Мурашкинским.

по сборам в окрестностях Омска, после чего его находили в Казахстане, Киргизии, Якутии и других местах СССР.

Впервые для СССР зарегистрирован гриб *Entyloma sparganii* (Lagerheim) Lagerheim на *Sparganium stoloniferum* Buch.-Ham. Он был известен только в Испании и во Франции, но на других видах питающих растений.

Остальные, выявленные здесь, грибы распределяются по группам следующим образом: *Uredinales* — 25, *Agaricales* — 9, *Sphaeropsidales* — 9, *Hyphomycetales* — 7, *Aphylllophorales* — 4 вида и др.; всего 81 вид и 9 форм, относящихся к 39 родам. Среди них также имеются интересные виды, но мы на них останавливаться не будем.

Древние горы Улутау покрыты степной или пустынно-степной растительностью. Они, по мнению Н. В. Павлова (1949), интересны тем, что в них сосредоточены виды, эндемичные для мелкосопочника Центрального Казахстана. Мезофильные евросибирские элементы произрастают в местах выхода на равнину многочисленных речек и ручьев, сбегających с гор. Ботанико-географическое значение Улутау выше Мугоджар. Возможно, они являются одним из видообразовательных центров Северного Казахстана.

В микологическом отношении эти горы мало изучены. Обнаружение здесь ржавчинного гриба *Hyalopsora polypodi* (DC.) Magn. на *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. подтверждает мнение ботаников о древности флоры этих гор и о связи микофлоры их с восточной Сев. Америкой и восточной умеренной Азией, областями древних флор, где в основном и обитают виды рода *Hyalopsora*.

Микофлору мелкосопочника Центрального Казахстана в пределах восточной части Карагандинской области исследовала М. П. Васягина (1956, 1957, 1959, 1960). Несмотря на то, что он простирается в степной зоне, растительность его довольно сложна. Более пониженные межсопочные долины заняты ковыльно-типчаковыми степями; сопочные массивы представлены полынно-типчаково-ковыльными степями и растительностью скал; по склонам сопок и межсопочным ложбинам произрастают заросли степных кустарников; на гранитных сопках встречаются отдельные массивы остепненных сосновых лесов, а местами в межсопочных ложбинах — берзовые лески.

На обследованной территории выявлено 313 видов и 44 формы грибов, относящихся к 17 порядкам, 28 семействам и 93 родам. Среди них преобладают несовершенные грибы — 147 (47,8%), им уступают базидиальные — 105 (34%), сумчатые — 37 (12%) и фикомицеты — 17 (5,5%). Наряду с широко распространенными видами встречены такие, которые до этих находок отсутствовали не только в Казахстане, но и в

других местах СССР. Например: *Ramularia Scheldoni* Trotter на *Delphinium dictyocarpum* DC. была известна на *D. scorpiolorum* вне СССР; *Ramularia libanotidis* Bubák на *Libanotis sibirica* (L.) C. A. Mey. показана только для Венгрии, где обитает на *L. montana* Crantz., и т. п. К редким находкам следует также отнести гриб, описанный Н. А. Мехтиевой (1955) по сборам в Азербайджанской ССР, — *Phyllosticta libanotidis* N. Mechtijeva на *Libanotis transcaucasica* B. Schischk. и обнаруженный в Каркаралинских горах на *L. sibirica*, оказавшимся вторым питающим растением для данного вида. Здесь также найдены грибы, послужившие образцами для первоописания их: *Ramularia glycyrrhizae* M. Vasjagina на *Glycyrrhiza uralensis* Fisch., *Fusicladium lonicerae* M. Vasjagina на *Lonicera tatarica* L., *Heterosporium caraganae* M. Vasjagina на *Caragana frutex* (L.) C. Koch., *Macrosporium melandrii* M. Vasjagina на *Melandrium album* (Mill.) Garcke (Васягина, 1957). Среди обнаруженных мучнисто-росяных грибов (12 видов и 40 форм) две формы оказались новыми: *Erysiphe cichoracearum* DC. f. *physochlainae* M. Vasjagina на *Physochlaina physaloides* (L.) G., *Leveillula taurica* Arnaud f. *mulgedii* M. Vasjagina на *Mulgedium tataricum* DC. (Васягина, 1959). Остальные грибы, относящиеся к пикнидиальным, после соответствующей проверки также будут обнародованы.

На обследованной территории головневых грибов оказалось мало. Их обнаружено только 13 видов, что составляет немногим более 4% от всех учтенных видов. Среди них преобладают виды рода *Ustilago* — 8, *Cintractia* — 3, *Tranzscheliella otophora* Lavrov и *Sorosporium saharianum* Trotter. Они в основном обитают на степных злаках и на возделываемых зерновых культурах.

Происхождение степей и степной флоры Евразии (на пространстве от Карпат и Дуная до Алтая и Оби между 45 и 50°, а на Волге и Урале до 55° с. ш.) синхронизируется многими авторами с ледникового периода (Лавренко, 1940; Клеопов, 1941; Гаевский, 1937 и др.).

М. Г. Попов (1949), основываясь на данных некоторых авторов (Пачоского, 1910; Козловской, 1931; Страхова, 1937), высказывает мысль о том, что зачатки степей и степной флоры были уже в доледниковой, плейстоценовой Евразии. Касаясь разрывов в ареалах некоторых степных видов, он приходит к заключению, что характер разрывов и родство этих видов заставляет признавать сплошное плиоценовое распространение их в перигляциальной полосе Восточной Европы, а возникновение разрыва ареала отнести к плейстоцену. М. Г. Попов предполагает, что по численности наибольшее значение в образовании современной понтической (степной) флоры имеют степные бореальные виды древнесредиземноморского

родства и остепненные бореальные лесные виды. На долю первых он отводит не менее 50% видов степной флоры из общего числа около 1500 и полагает, что важнейшие злаки степей (*Stipa*, *Festuca*) относятся к этой группе, а *Koeleria* и *Poa* — ко второй.

Эволюция степного типа растительности трактуется учеными по-разному. Так, многие авторы (Клементс, 1936; Клеопов, 1941; Криштофович, 1946; Культиасов, 1946; Овчинников, 1946; Толмачев, 1958; Крашенинников, 1958 и др.) признают филогенетическую преемственность между лесными и степными видами. Другие же (Пачоский, 1910; Тугаринов, 1929; Сочава, 1945; Соболевская, 1958 и др.) связывают происхождение степной растительности с пустынной или (Тугаринов, 1929; Коровин, 1935; Лавренко, 1933 и др.) горной или даже (Комаров, 1908—1909; Григорьев, 1930 и др.) тундровой растительностью. П. Д. Ярошенко (1950) выводит степь из саванны, но отчасти из леса и полупустыни. Б. А. Быков (1957) связывает степь с лугами, саваннами и пустынями, но не лесами.

Что же касается вопроса о происхождении растительности степей Казахстана, то Н. В. Павлов (1949) считает, что разнотравно-злаковые степи происходят из нагорных степей Кавказа (Армении или Дагестана), растения которых, спускаясь с гор в ледниковый период, населяли равнины Южной Европейской части СССР и Западной Азии (в пределах южной части Западной Сибири и Северного Казахстана). В сложении южных злаково-разнотравных степей участвовали встречные миграции: средиземноморская с ее ковылями и разнотравьем и восточно-сибирская с ее обедненным типчаковым составом.

Детальное изучение микофлоры степей и других типов растительности, возможно, облегчит ботаникам решение этого вопроса. Наши микологические находки также свидетельствуют о генетической связи европейских и азиатских степей.

Пустынная зона

Пустынная зона также подразделяется на две широтные подзоны: северную и южную. Северная подзона представлена полынной пустыней, примыкающей к злаковым степям. На границе их находится широкая полоса, занятая сочетанием этих типов (степи и пустыни), среди которых наблюдаются галофитные включения солонцов и солончаков. Вегетационный период длится здесь 180—260 дней. Сумма среднесуточных температур воздуха выше 10°C на юге составляет 4000—4600° и приближается к субтропическим. Наибольшие суточные температуры воздуха 18—20°, а нередко и 25—32° бывают в августе и сентябре. Среднегодовые температуры воздуха, по

сравнению со степной зоной, возрастают до 3—13°, а количество осадков (которых здесь меньше, чем в южных пустынях, и они выпадают почти равномерно в течение всего лета) уменьшается до 81—184 мм в год, причем за год испаряемость превышает осадки в 10—12 раз, а за летние месяцы — в 20—70 раз. В северных пустынях годовой цикл вегетации растений имеет один период покоя — зимний из-за холода. Этот тип климата, по мнению Е. П. Коровина (Коровин и Кашкаров, 1934), обнаруживает большое сходство с климатом Центральной Азии, пустынных областей США и внутренней Австралии. Поэтому и северные пустыни он называет Центральноазиатскими. Типчаковые степи и полынные пустыни, по мнению Н. В. Павлова (1949), ведут свое происхождение с востока.

Флора северных пустынь не превышает 1000 видов (Павлов, 1948). Из биологических форм Е. П. Коровин (1958) упоминает однолетние и многолетние травы, полукустарники и кустарники, деревья, мхи, лишайники и почвенные водоросли. К ним Н. В. Павлов (1948) добавляет «и немногие грибы».

Как будет видно из нашего обзора, микофлора пустынь довольно разнообразна и состоит из видов паразитных и сапрофитных, свойственных только пустынной зоне и обитающих в других местах, а также из эндемичных и реликтовых элементов.

На некоторых доминантных растениях северных пустынь паразитируют следующие виды грибов: *Leveillula taurica* Arnaud f. *artemisiae* Jacz., *Puccinia absinthii* DC. на *Artemisia terrae albae* Krasch.; *Cylindrosporium basiplanum* Wassil., *C. salicifoliae* (Frel.) Davis. на *Spiraea hypericifolia* L.; *Cucurbitaria caraganae* Karsten, *Uromyces cytisi* (Strauss) Schroeter, *Heterosporium caraganae* M. Vasjagina (Васягина, 1957), *Rodosticta caraganae* Wor., *Septoria caraganae* P. Henn. на *Caragana frutex* (L.) Koch.; *Tranzscheliella otophora* Lavrov на *Stipa orientalis* Trin., *S. Richteriana* Kar. et Kir., *S. Szowitsiana* Trin.; *Ustilago hypodytes* (Schlecht.) Fr. на *Elymus angustus* Trin.; *Tilletia elymicola* Lavrov на *E. multicaulis* Kar. et Kir.; *Ustilago bromivora* (Tul.) Fisch. v. Waldh. на *Bromus squarrosus* L., *B. tectorum* L.; *Sorosporium saharianum* Trotter на *Aristida pennata* Trin.; *Urocystis ixioliri* Zaprometov, *U. Nevodovskyi* Schwarzman на *Ixiolirion tataricum* (Pall.) Roem. et Schult.; *Leveillula taurica* Arnaud f. *convolvuli* Pisareva на *Convolvulus fruticosus* Pall.

Микофлору саксаула (*Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin и др.) изучал Б. И. Кравцев (1955). Им было учтено 66 видов грибов, из которых 23,3% оказались паразитами, а остальные — сапрофитами. Наибольшее их количество (51,5%) приходится на пиреномицеты и пикнидиальные (26%), в известной мере

родственных между собой. Многие грибы (85%) оказались новыми, что позволило ему описать не только новые виды, но и следующие роды: *Kurssanovia*, *Naumovella* (*Pyrenomyces*), *Nigrodiplodia* (*Pycnidiales*).

Микофлора некоторых пустынных кустарников также была суммирована Б. И. Кравцевым (Шварцман и Кравцев, 1961). Состав грибов на них преимущественно ксерофитный: среди мучнисто-росяных грибов преобладают виды рода *Leveillula*, им уступают *Erysiphe*, *Trichocladia*. Широко распространены ржавчинные грибы родов *Puccinia*, *Uromyces*, *Melampsora*, а из сумчатых — *Strickeria* и несовершенных грибов — *Coniothyrium*, *Camarosporium*. Значительно реже встречаются в условиях пустынь виды родов *Ophiobolus*, *Cucurbitaria*, *Cytospora* и др., обычно обитающие в более мезофильных условиях.

На туранге (*Populus diversifolia* Schrenk), рощицы которой приурочены к сильно осолоненным террасам пустынных рек, были зарегистрированы *Inonotus iliensis* Kravtz., *I. pseudohispidus* Kravtz. et Schwarzm., *Melampsora pruinosa* Tranz. и др.

Не менее интересен состав почвенных макро- и микрофитов северных пустынь. К напочвенным макрофитам, которые были найдены и в степной зоне, следует добавить: *Phellorinia inquinans* Berk., *Schizostoma laceratum* Ehrenb., *Chlamydopus Meyenianus* (Klotzsch.) Lloyd, *Tulostoma mammosum* Fries, *T. volvulatum* Borszczov, *Phallus impudicus* (L.) Pers. var. *imperialis* (Schulzer) Ulbrich, *Montagnea arenaria* (DC.) Zeller. Помимо упомянутых гастеромицетов, назовем чрезвычайно редко находимые *Phellorinia strobilina* Kalchbrenner, *Simblum sphaerocephalum* Schlechtendal, *Anthurus Archeri* (Berkeley) Fischer и *Dictyocephalus curvatus* Underwood, известные в СССР главным образом по находкам в Казахстане, а за пределами СССР их находили преимущественно в австралийской, палеотропической, неотропической и отчасти голарктической флористических областях земного шара, в условиях тропиков и субтропиков. Эти виды следует рассматривать как палеогеновые реликты, оставшиеся на территории Казахстана от прошлых геологических времен (Шварцман, 1959, 1960), что подтверждается существованием здесь в палеоцен-эоцене субтропической флоры Полтавской ботанико-географической области, которая в общих чертах напоминала современную субтропическую флору Средиземноморья, Калифорнии, Австралии и Южной Африки (Криштофович, 1930, 1955; Коровин, 1934; Корнилова, 1955, 1956, 1958, 1959).

К этой группе, очевидно, можно отнести гриб *Quelletia mirabilis* Fr., принадлежащий к монотипному роду, описанному Фризом в 1871 г., собранный в Англии, Франции и Сев. Америке и, лишь спустя 90 лет, — в СССР. Первый раз его нашли

30 мая 1960 г. в Кзыл-Ординской области, а второй — 27 июля 1960 г. в Алма-Атинской области. В обоих случаях вблизи мест находок гриба произрастали саксаул и солянки. Помимо данного вида, мы склонны отнести к третичным реликтам и упомянутый выше *Chlamydopus Meyenianus* (Klotzsch.) Lloyd. Раньше он был известен в Северной и Южной Америке, а также в Австралии, а в настоящее время и в СССР по сборам в Джамбулской, Гурьевской, Уральской (Васильков, 1954), Алма-Атинской, Актюбинской и Карагандинской областях в условиях северных пустынь Казахстана (Шварцман, 1959). Нет сомнения в том, что дальнейшие исследования обогатят нас не менее интересными находками грибов, относящихся к гастеромицетам.

Из агариковых грибов, представленных здесь видами родов *Naucoria*, *Galera*, *Cortinarius*, *Lepiota*, *Hebeloma*, *Tubaria*, *Psilocybe*, *Inocybe*, *Paneolus*, *Coprinus*, *Agaricus*, *Pleurotus* и многих других, назовем *Pleurotus eryngii* (Fr.) Quélet. Он часто появляется в огромных количествах и в свежем виде поступает на рынки городов Южного Казахстана (Шварцман, 1948, 1958). Обычно он произрастает у основания стеблей некоторых видов ферул и других зонтичных в сухих степях Средиземноморья. В Казахстане он был зарегистрирован у основания стеблей различных видов ферул (*Ferula schair* Borszcz., *F. tatarica* Fisch., *F. pyramidata* (Kar. et Kir.) Eug. Kor. и некоторых других), а также *Dipsacus azureus* Schrenk (*Dipsacaceae*) и *Bromus Danthonia* Trin., *B. tectorum* L. Принадлежат ли все образцы, собранные в Казахстане, к одному упомянутому виду, в настоящее время сказать трудно, так как требуются дополнительные исследования главным образом в естественных местах его обитания.

Чтобы закончить краткий обзор микофлоры северной пустыни, назовем *Sepultaria arenicola* Rehm (*Discomycetes*), широко распространенную и редко встречающуюся *Balsamia* sp. (*Balsamiaceae*), впервые обнаруженную в СССР по находкам в Казахстане среди корней тополя в песках Большие Барсуки Актюбинской области.

Микрофиты почв северной пустыни также весьма разнообразны. Мы располагаем данными, касающимися микофлоры различных типов почв Казахстана, частично опубликованными (Шварцман и Леонова, 1955) и подготавливаемыми к печати.

Южная подзона характеризуется различными сочетаниями солянковых группировок при малом участии полыней и полном отсутствии злаков. Климатические условия южной части Чимкентской области (пески Кзылкумы) и крайнего юга Гурьевской области (часть плато Устюрт и п-ов Мангышлак) позволяют отнести эти территории к подзоне южных пустынь.

Продолжительность вегетационного периода здесь достигает 245—260 дней, а период активной вегетации — 200—215 дней. Сумма среднесуточных температур воздуха выше 10°C составляет 4300—4600°. Среднегодовая температура воздуха равна 12—13°, а годовая амплитуда 31—36°, абсолютный максимум 44—47°, а абсолютный минимум —31—37°. Средние температуры воздуха в июле и августе составляют 33—36°. В дневные часы почва прогревается до 70°. Среднее годовое количество осадков равно 108—175 мм (в предгорьях — до 275 мм). Максимум осадков выпадает в холодное полугодие (62—67%) и приходится на март, а за теплый период —33—38% годовой суммы.

Такой тип климата, как отмечает Н. В. Павлов (1948), сходен с средиземноморским, а поэтому пустыни такого режима Е. П. Коровин (Коровин и Кашкаров, 1934) называет средиземноморскими. В развитии растительного покрова южных пустынь, в отличие от северных пустынь, характерно существование двух периодов покоя: летнего — от засухи и зимнего — от холода.

Родство солянковых группировок южной пустыни с аналогичными образованиями, наблюдаемыми в пустынях Ирана, Аравии и Северной Африки, Н. В. Павлов (1949) считает бесспорным. Как отмечает М. М. Ильин (1936, 1937), эта типичная средиземноморская галофитная флора возникла по побережью древнего Средиземноморского бассейна и по нему же распространилась на восток, занимая после усыхания моря освободившиеся соленосные пространства. М. Г. Попов (1927) видит центр происхождения Средиземноморских солончаковых пустынь на Африканском материке. Е. П. Коровин (1935) ищет корни их формирования в Центральной Азии. М. В. Культиасов (1946) пришел к выводу, что происхождение флоры разнообразной группы маревых, населяющих солончаковые пустыни Средней Азии, связано с Азиатским материком. Центром развития самобытной флоры маревых, по его мнению, является, несомненно, Средняя Азия.

На растениях, произрастающих в солончаковой пустыне, паразитируют ржавчинные грибы родов *Uromyces* (*U. salso-lae* Reich., *U. eurotiae* Tranz.), *Puccinia* (*P. isiacae* (Thüm.) Wint., *P. Burnettii* D. Griff.), многие формы мучнисто-росяных грибов вида *Leveillula taurica* Arnaud (f. *atriplicis* Pospelov, f. *eurotiae* Jacz., f. *kochiae* Jacz., f. *salsolae* Jacz., f. *salsoicola* Pisareva, f. *haloxyli* Jacz. и др.). Что же касается других групп грибов, то соотношения их, на примере паразитной и сапрофитной микофлоры саксаула, даны в работе Б. И. Кравцева (1955), о чем упоминалось при обзоре микофлоры северных пустынь. Эти же грибы могут быть обнаружены и здесь.

На почвах с различной степенью осолонения обитают:

Montagnea arenaria (DC.) Zeller, *Gyrophragmium Dunalii* (Fr.) Zeller (*Gasteromycetes*), *Peziza arenaria* Obs. (*Discomycetes*) и некоторые другие.

На юге Казахстана встречается эфемеровая пустыня, раскинувшаяся по лёссовым равнинам и низким предгорьям в окрестностях Арыси, Чимкента, а также на шлейфах Чу-Илийских гор. Она характеризуется ритмом осенне-зимне-весенней вегетации. Большинство видов эфемеровой пустыни является обитателями Средиземноморья; для некоторых ареал их ограничивается Передней Азией; лишь единичные виды относятся к широко распространенным растениям (Попов, 1940; Культиасов, 1946; Павлов, 1949). По своему ритму и динамичности аспекта эфемеровая пустыня, по мнению М. В. Культиасова (1946), является эндемичным типом пустыни Средней Азии. Она занимает особое положение между степной и субтропической растительностью Средиземноморья.

Типичными представителями весенней микофлоры эфемеровой пустыни являются *Morchella steppicola* Zerova (= *M. griseo-gigantea* Lebed.) и упомянутый выше *Pleurotus eryngii* (Fr.) Quèlet. Они здесь появляются в огромных количествах и в свежем виде поступают на рынки городов Южного Казахстана (Шварцман, 1948, 1958). Помимо них, были зарегистрированы виды родов *Agaricus*, *Lepiota*, *Helvella* и др. Весьма разнообразен видовой состав грибов, обитающих на господствующих растениях. Это будут: *Ustilago turcomanica* Tranz., *Tilletia prostrata* Lavrov на *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. et Spach.; *Cystopus candidus* Pers., *Peronospora Eigii* Rayss на *Leptaleum filifolium* (Willd.) DC.; *Cintractia caricis* (Pers.) Magnus, *Puccinia caricis* Schroet. на *Carex pachystylis* Gay., *C. physodes* M. B.; *Erysiphe graminis* DC. f. *poae* March. на *Poa bulbosa* L.; *Erysiphe labiatarum* Chev. f. *ziziphorae* Posp. на *Ziziphora tenuior* L.; *Ustilago bromivora* (Tulasne) Fisch. v. Waldh. на *Bromus tectorum* L., *B. Danthoniae* Trin.; *Ustilago triseti* Liro на видах *Trisetum*; *Trichocladia astragali* Neger на видах *Astragalus*; *Erysiphe labiatarum* Chev. f. *eremostachydis* Golovin на видах *Eremostachys* и многие другие.

На территории Казахстана встречаются и песчаные пустыни, среди которых преобладает северный тип. Лишь на крайнем юге наблюдается южный тип (Кзылкумы). Различия между северными и южными песчаными пустынями Казахстана описаны М. Г. Поповым (1940). Они проявляются в растительности бугров и межбугровых понижений. Если в межбугровых понижениях северных песчаных пустынь поселяются обитатели аллювиальных, речных террас (заросли или единичные кусты и деревья белого и черного тополей, южных видов ив, а в случае засоленности песков — туранга, лох, тамариски, иногда камыш и дерновинные злаки), то в межбугро-

вых понижениях южных песчаных пустынь, вследствие недостатка влаги и ее осолонения и развевания песков, появляется резко галофитная растительность. На песчаных буграх обычно поселяются джузгуны. В растительности бугров северных песчаных пустынь преобладают джузгуны подрода *Pterococcus*, в южных — подрода *Eucalligonum*.

М. Г. Попов (1940) высказывает мысль о том, что песчаные пустыни Казахстана и Средней Азии образовались еще в верхнетретичное время, до начала ледникового периода. М. В. Культиасов (1946), исходя из анализа флоры и растительности этих пустынь, пришел к выводу о их молодости. Это подтверждается интенсивным формообразовательным процессом, наличием, особенно в южных песчаных пустынях, не только эндемичных видов, но и эндемичных родов.

Микофлора песчаных пустынь Казахстана очень разнообразна как по систематическому составу, так и по слагающим ее видам: почвенных макро- и микрофитов, паразитных и сапрофитных организмов, обитающих на произрастающих здесь растениях. Многие виды грибов, упомянутые для северной пустыни Казахстана, встречаются и в песчаной пустыне. Микофлору южных песчаных пустынь изучала М. Тартенова (1961). Весной в Южных Кзылкумах ею было собрано около 100 видов грибов, из которых в первом опубликованном списке помещено 64 вида. Из них 70,4% видов составляют паразиты, а 29,6% — сапрофиты. В систематическом составе преобладают ржавчинные и несовершенные грибы, затем следуют сумчатые и головневые. Из последних назовем *Ustilago bromivora* (Tul.) Fisch. v. Waldh., *U. turcomanica* Tranz., *Tranzscheliella otophthora* Lavrov, *Cintractia caricis* (Pers.) Magnus, *Cintractiomyxa caricis* Golovin, *Sphacelotheca aeluropi* Trotter, *Sorosporium saharianum* Trotter и *S. consanguineum* Ellis et Everhart. Последний гриб впервые обнаружен для СССР в 1957 г. М. Тартеновой в Южных Кзылкумах и М. П. Васягиной в Бетпак-Дале. Вне Казахстана он известен в Сирии, Марокко и Сев. Америке. Такие ареалы грибов представляют большой научный интерес. Как удалось установить, некоторые виды, найденные здесь, отличаются от диагнозов типов рядом признаков. Для многих видов грибов выявлены новые питающие растения. К гастеромицетам, обитающим и в северной пустыне, добавляются *Podaxis carcinomalis* (L. ex Pers.) Fr. и *Podaxis pistillaris* (L. ex Pers.) Fr., нигде больше в Казахстане не встреченные (Шварцман, 1959). Первый из упомянутых грибов известен в Южной и Юго-Западной Африке и упоминается Н. Г. Запрометовым (1926—1928) для Каракумов, а второй, по данным Э. Фишера (Fischer, 1933), найден в Афганистане, Африке, Индии и Австралии. Мы не разделяем мнения микологов (Pilát и др.), которые объединяют их в один вид, так как по имеющимся у

нас данным они отличаются между собой по ряду признаков. Часть видов грибов, выявленных в Каракумах, требует дополнительных исследований, так как они оказались незрелыми.

Если стоять на точке зрения М. М. Ильина (1950), который считает, что пустынные или аридные пространства так же древни, как и лесные области, то можно предположить наличие известной преемственности в развитии современной микофлоры пустынь от таковой, существовавшей на палеозойских и мезозойских материках.

Пустыни, по мнению М. М. Ильина (1950), существовали еще задолго до появления покрытосеменных растений. На территории древнего материка — Гондваны — в пустынях палеозоя и отчасти мезозоя, в период господства папоротникообразных, птеридосперм и лепидофитов, произрастала глоссоптериевая флора, представленная главным образом папоротниками с мелкими грубыми плотными листьями, а также видами ксерофитного или галофитного триасового рода плевромейя — *Pleuromeia*, принадлежащего одноименному семейству, близкому к *Isoëtaceae*. На ныне живущих видах последнего обитают головневые грибы (*Entorrhiza isoëtes* (Rostrup) Liro), что наводит на мысль, не была ли восприимчивость к ним унаследована от отдаленных предков.

В среднем мезозое на аридных территориях земли, кроме реликтовых птеридоспермов глоссоптериевых флор, появились в массовом количестве различные голосеменные, возможно и протангиоспермы: цикадофиты, саговники, беннеттиты и др., которые, несомненно, имели свою паразитную и сапрофитную микофлору.

В зонах современных пустынь обитает своеобразная флора с высоким эндемизмом не только видов, но и родов, семейств и даже порядков, что, по мнению М. М. Ильина (1954), является показателем геологически древнего существования этих аридных территорий. На видах трех из них также известны головневые грибы: *Welwitschiaceae* — *Ustilago*; *Chenopodiaceae* — *Thecaphora*, *Entyloma*, *Glomosporium*; *Aizoaceae* — *Thecaphora*. Виды последнего и первого семейств преимущественно населяют Южную Африку.

Горные области Казахстана

Растительность горных систем Казахстана весьма разнообразна. Закономерность ее сложения в горах совершенно иная, чем на равнине. По предложению В. Л. Комарова, она носит название вертикально-поясной. В микологическом отношении не все горные системы Казахстана изучены в равной степени, однако материал, которым мы располагаем, свидетельствует о следующем. Перейдем к знакомству с отдельными горными областями.

Алтайская горная страна простирается от р. Иртыша до Монголии. В пределах Казахстана расположен лишь Южный или Большой Алтай, с высшей точкой до 3790 м над ур. м. Флора Алтая насчитывает до 1800 видов, из которых 11% составляют эндемики. В составе ее имеются нагорные и лесные виды, с участием степных элементов. Эндемизм алтайской флоры молодой, прогрессивный и представлен новообразованиями в полиморфных родах из семейств крестоцветных, мотыльковых, сложноцветных и др. Флора Алтая носит аркто-альпийский характер, т. е. она обладает большими связями и родством с арктической флорой. Здесь хорошо выражена вертикальная поясность растительности.

На Алтае нижний пояс представлен елово-пихтовым или сосновым лесом, сменяющимся выше лиственничным, а затем кедровым. За лесным поясом следует кустарниковый, а за ним — альпийский, представленный низкотравными лугами, моховой тундрой и влажными болотными понижениями (Ледебур, 1829—1833; Бунге, Мейер, 1842—1853; Карелин и Кирилов, 1841; Крылов, 1901—1914; Келлер, 1914; Павлов, 1948 и др.).

Микофлору Алтая изучали многие микологи (Мурашкинский, 1925—1929; Лебедева, 1930, 1949; Лавров, 1925—1951; Зингер, 1928; Зилинг, 1929 и др.). Некоторые маршруты их исследований проходили и на территории Казахстанского Алтая, где были проведены специальные сборы С. Р. Шварцман (1952, 1954), В. М. Румянцевой (1947—1949), А. М. Соловьевым (1961), М. Тартеновой (1957, 1959, 1960), И. Н. Головенко (1959), Н. М. Леоновой (1958—1960).

Н. Н. Лавров (1951) отмечает, что разнообразные местообитания создают большие возможности для развития богатой флоры грибов на Алтае, характеризующейся следующими особенностями: большим количеством двудомных ржавчинников, разнообразным составом сумчатых и несовершенных, относительно малым количеством шляпочных пластинчатых и губчатых, наличием некоторых эндемических видов. Здесь встречаются грибы не только обычные для Западно-Сибирской низменности, но найдены туркестанские и арктические, горноевропейские, кавказские, камчатские и даже гималайские.

К. Е. Мурашкинский и М. К. Зилинг (1928) обратили внимание на массовое развитие головневых грибов в высокогорном поясе (2200—2800 м над ур. м.), преобладание здесь *Lerato-* и *Micro* форм над *Aut-Eu* формами — закономерность, отмеченная В. Л. Комаровым (1895) для ржавчинных грибов Горного Зеравшана, малое распространение фикомицетов и полное отсутствие мучнисто-росяных грибов. Что же касается флоры гименомицетов, то она не несет каких-либо значительных отличий от флоры остальной части Евразийской го-

ларктики. Некоторые дискомицеты и пиреномицеты были также найдены на высоте до 2400 м над ур. м.

По имеющимся у нас материалам, на древесных породах, произрастающих на Алтае, встречаются не только северные виды гименомицетов, но и некоторые южные. Так, *Ganoderma lucidum* (Leyss. ex Fr.) Karst. была найдена на пихте сибирской и лиственнице сибирской. Обычно этот гриб растет на пнях различных лиственных пород в южных районах СССР. Как известно, у внетропических видов *Ganoderma* споры в зрелом состоянии яйцевидные или овальные, с одного конца как бы усеченные, тупоконечные. Среди наших сборов имеется образец, у которого споры не усеченные, а заостренные на одном конце. Подобное строение спор характерно для некоторых тропических видов *Ganoderma*. Возможно, что мы здесь встретились с подобным видом, и дополнительные сборы позволят уточнить его видовую принадлежность.

Из интересных флористических находок, которые в известной мере дополнили наши знания о микофлоре Казахстанского Алтая, назовем грибы, собранные Г. Петько в 1961 г.: *Cordyceps ophioglossoides* Link, *Spathularia flavida* Pers., *S. rufa* Rabh., *Calocera viscosa* Fr., *Hymenochaete rufa* Jacz., *Thelephora caryophylla* Pers., *Th. palmata* Fr., *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil., *Merulius papyrinus* Quèlet, *M. tremellosus* Schrad.; виды *Craterellus*, *Clavariaceae*, *Hydnaceae*, *Boletales*, *Agaricales*, *Gasteromycetes* и других систематических групп весьма разнообразны. Обнаружение *Battarrea phalloides* Pers. на берегу р. Бухтармы среди пойменного разнотравья на высоте более 2000 м над ур. м. заслуживает внимания.

Среди сборов прошлых лет также имеются редко встречающиеся виды: *Scutiger confluens* (Alb. et Schw. ex Fr.) Bond. et Sing., *Bondarzewia montana* (Quèl.) Sing., *Coltricia cinnamomea* (Jacq. ex Pers.) Mug. и многие другие.

Касаясь вопроса истории возникновения горно-таежных трутовиков Сибири, а следовательно, и Алтая, К. Е. Мурашкинский (1939) высказывает мысль о том, что формирование этой флоры должно быть связано в отношении места и времени с возникновением восточно-сибирской тайги. Расселение современных трутовиков неразрывно связано с историей поражаемых ими древесных пород. Некоторые хвойные известны уже с нижнего мела. Современные хвойные получили флору трутовиков от древних хвойных: араукариевых, таксодиевых, тиссовых, виды которых в юрском и меловом периодах занимали большие площади. Тот факт, что уцелевшие к настоящему времени древние хвойные (Западная Америка, Япония) имеют бедную флору трутовиков, свидетельствует о том, что изменившиеся экологические условия способствовали вымиранию ранее очень богатой флоры грибов, а оставшиеся в жи-

вых — видоизмененными влились в состав флоры трутовиков тропических лесов, и современные хвойные унаследовали от них небольшое количество видов.

На Алтае продолжают обнаруживаться и новые виды грибов.

Специальные исследования были посвящены *Laestadia abietella-sibirica* Schwarzman et Tartenova (*Mycosphaerellaceae*) и ее пикнидиальной стадии *Phoma abietella-sibirica* Schwarzman (Шварцман, 1952, 1954; Тартенова, 1957, 1959, 1960). Установлена паразитная природа пикнидиальной стадии, обуславливающей массовое покраснение хвои пихтовых древостоев, а сумчатая развивается в сапрофитных условиях, на отмершей хвое. Изучены биологические особенности гриба как в естественных, так и искусственных условиях, воздействие его на питающее растение и история развития.

Т а р б а г а т а й. Этот хребет по растительному покрову относится Н. В. Павловым (1948) к алтаидам и является миграционным путем для проникновения многих алтайских элементов на смежный хребет Джунгарского Алатау, относящийся к Тянь-Шаню. Растительность его издавна привлекала внимание исследователей (Струве и Потанин, 1869; Сапожников и Шишкин, 1914 и др.). Е. Ф. Степанова (1959), неоднократно посетившая эту горную страну, на основании проведенных исследований пришла к выводу, что более правильным будет отнести Тарбагатай целиком к степной зоне, а не к пустынной, как это делает Б. А. Быков (1957), или к Евразийской степной, по Н. И. Рубцову (1952), или по геоботаническому районированию (1947) его следует делить на две части: относя южный склон к Азиатской пустынной области, а северный — к Евразийской степной.

Нижний пояс Тарбагатая, как описывает Е. Ф. Степанова (1959), занимает подгорную равнину и предгорья и покрыт пустынно-степной и степной растительностью. Пустынный пояс здесь отсутствует, но небольшие участки пустынной растительности встречаются в степном поясе, особенно на северном склоне хребта, но их положение интразонально. В Тарбагатае отсутствует пояс леса. Он заменен кустарниковым поясом, сближающимся по слагающим его растениям с кустарниковыми степями Монголии. Субальпийский и альпийский пояса вполне выражены.

Микофлору Тарбагатая изучает М. П. Васягина (1961). Во время экспедиций, проведенных ею в 1953, 1956 и 1958 гг., собран довольно обширный материал, обработка которого завершается. По неполным данным, здесь учтено 246 видов грибов, относящихся к 59 родам и 15 семействам, среди которых преобладают: несовершенные — 105, ржавчинные — 90, сумчатые — 30 видов и 60 форм, головневые — 21 вид. Остальные

группы грибов представлены небольшим количеством видов. Эти грибы обитают на 265 видах питающих растений, распределяющихся между 170 родами и 40 семействами. Наибольшее количество видов и форм грибов (70%) учтено в степном, лугово-степном и кустарниковом поясах северного и южного склонов, 20% видов — в субальпийском и альпийском поясах и только около 10% видов — в предгорной равнине.

Своеобразие микофлоры Тарбагатая проявляется в том, что наряду с обычными и широко распространенными видами обнаружены редко встречающиеся и новые виды. Из последних описаны: *Podosphaera Schwarzmaniana* M. Vasjagina, паразитирующая на *Bupleurum aureum* Fisch., *Sphaerotheca macularis* Magnus f. *chamaerodosi* M. Vasjagina на *Chamaerodos erecta* (L.) Bge., *Erysiphe umbelliferarum* De Bary f. *cachrydis* M. Vasjagina на *Cachrys pubescens* (Pall.) Schischk., *Leveillula taurica* Arnaud f. *crepidis* M. Vasjagina на *Crepis tenuifolia* Willd. (Васягина, 1961). Диагнозы следующих новых видов подготовлены ею к опубликованию: *Pseudopeziza sanguisorbae* M. Vasjagina, *Puccinia cobresiae* M. Vasjagina, *P. chondrillae* M. Vasjagina, *Phyllosticta aconiti* M. Vasjagina, *Ph. peucedani* M. Vasjagina, *Ascochyta glycyrrhizae* M. Vasjagina.

По сборам в Тарбагатае впервые для СССР отмечен гриб *Cylindrosporium brevispina* Dearness на *Crataegus songorica* C. Koch., упомянутый в работе Н. И. Васильевского и Б. П. Каракулина (1950) только для Сев. Америки на *Crataegus Douglasii* Lindl., обитающей по берегам горных рек и успешно культивируемой в садах и парках Европейской части СССР, где его желательно поискать.

В гербарии цветковых, собранном в Тарбагатае Е. Ф. Степановой в 1949 г., был обнаружен головневый гриб *Thecaphora trigonellae* Schwarzman (1960), описанный по материалам из Турайгыра (Зайлийский Алатау). Это второе местонахождение гриба не только в СССР, но и в мире.

Впервые для Казахстана отмечены: *Ustilago poarum* Mc Alp., *Uromyces minor* Schroet., *Uromyces acantholimonis* Syd., *Chaetomelasmia caragana* (Thümen) Danilova и др.

Нахождение в Тарбагатае (горы Ргайлы) на высоте 900 м над ур. м. *Polyporus rhizophilus* (Pat.) Sacc. у основания стеблей *Elymus angustus* Trin., на наш взгляд, подтверждает правильность мнения Е. Ф. Степановой (1959), которая на основании растительности хребта целиком отнесла его к степной зоне.

При сравнении отдельных групп грибов (например, мучнисто-росяных; Васягина, 1961) Тарбагатая, Алтая и Зайлийского Алатау оказалось, что общими для этих трех горных систем являются 29,3% видов и 15,0% форм; соответственно

для Тарбагатай и Алтая — 40% видов и 25%¹ форм; Тарбагатай и Заилийского Алатау — 81% видов и 66% форм.

Если стоять на точке зрения Н. В. Павлова, что Тарбагатай должен быть отнесен к алтаидам, то нужно было бы ожидать и большую связь микофлоры Тарбагатай и Алтая, однако на примере мучнисто-росяных грибов получилось иное. Видов, общих с Заилийским Алатау, гораздо больше, чем с Алтаем. В этом отношении не лишне вспомнить И. М. Крашенинникова (1924), который относит Тарбагатай не к алтайскому, а к тяньшанскому центру. Когда будет завершена обработка всего собранного материала и сделан полный анализ микофлоры Тарбагатай, мы еще вернемся к этому вопросу.

Тянь - Ш а нь — это совокупность горных хребтов разного возраста, протянувшихся в Средней Азии. Северные и средние части хребта образованы процессами складчатости, имевшими место в верхнем и даже нижнем палеозое. В течение последовавшего длительного континентального периода эти складки были превращены в своеобразные плоские поверхности хребтов, называемые «сырты», которые хорошо выражены в разных хребтах Центрального и Восточного Тянь-Шаня. К началу третичного периода эта область Тянь-Шаня представляла слабохолмистую поверхность, которая приняла современный облик в связи с возобновившимися дислокациями в третичном периоде, а в некоторых участках — и в начале четвертичного периода. Южные дуги Тянь-Шаня, ныне относимые к Памироалаю, сформировались в третичном периоде. Наиболее высокими точками Тянь-Шаня являются пик Победы, достигающий 7440 м над ур. м. (хр. Кок-Шаал-Тау), Хан-Тенгри — 6995 м и др. Снеговая линия в Тянь-Шане находится на высоте 3400—3500 м над ур. м., а выше развит мощный ледниковый покров. Здесь также хорошо выражено вертикально-поясное чередование почв от пустынных сероземов (при основании хребтов) до каштановых, черноземных, черноземовидных горно-луговых и горно-луговых выщелоченных и торфянистых почв высокогорий (Прасолов, 1909; Безсонов, 1908—1925; Глазовская, 1939—1940 и др.).

Флора и растительность Тянь-Шаня издавна привлекали внимание исследователей (Шренк, 1845; Карелин и Кирилов, 1842; Сапожников, 1907; Шишкин, 1915; Краснов, 1888; Семенов, 1858, 1867; Аболин, 1929; 1930; Попов, 1934, 1935, 1940—1941 и др.; Павлов, 1931—1961; Коровин, 1927—1961; Рубцов, 1941—1948; Быков, 1939—1961; Голоскоков, 1946—1961 и многие другие).

По мнению Н. И. Рубцова (1956), во флоре советского Тянь-Шаня в целом имеется не менее 5000 видов растений. В Северном Тянь-Шане обитает около 2500 видов, в Центральном Тянь-Шане — 2000 видов и в Западном Тянь-Шане — 3000

видов. Обеднение флоры Центрального Тянь-Шаня по сравнению с Северным и Западным, обуславливается его более суровым климатом (большая сухость и большая континентальность), а также наличием резко обедненной криофильно-степной и криофильно-пустынной флоры на значительной площади «сыртов».

Е. П. Коровин (1958) допускает, «что в конце третичного периода цепи Тянь-Шаня смыкались с горными цепями Гиндукуша и Гималаев на юге и юго-востоке, с Копетдагом, Эльбрусом и Кавказским хребтом на юго-западе, соединялись вместе с тем с северо-восточными хребтами — Алтаем, Саянскими горами и другими периферическими хребтами Центральной Азии. Эти горные дуги были теми историческими путями, по которым в разные сроки Средняя Азия обогащалась новыми элементами флоры...» (стр. 282).

Исторические факты, по мнению Е. П. Коровина (1958), показывают, что в миоцене растительность Средней Азии еще не дифференцировалась на горную и равнинную. В это время на пенепленах Тянь-Шаня она была лесной, элементы которой при последующем горообразовании сохранились в соответствующем горном поясе, в составе современных лесов (ель, пихта, некоторые виды тополей, боярышника, жимолости и т. п.). В плиоцене в результате ранних миграций с востока в горы Тянь-Шаня проникли элементы мезофильной лесной флоры, куда относится значительная часть древесно-кустарниковых пород (*Acer*, *Abelia*, *Exachorda*, *Malus*, *Pirus*, *Crataegus*, *Lonicera* и др.), давших позднее свои местные виды и формы. Среди травянистых растений также можно привести примеры этих миграций. Позднее с севера могли проникнуть в Тянь-Шань виды более молодой бореально-лесной флоры (осина, береза, некоторые виды жимолости и т. п.). Таким образом, горно-лесная растительность Средней Азии сформировалась за счет разных генетических и географических источников. Усилившаяся аридизация климата в конце третичного периода способствовала возникновению в горах Средней Азии новых типов растительности, образованных нагорными ксерофитами, травянистыми растениями саванного типа и лесными видами.

И. В. Мушкетов (1886) утверждает, что Центральный и Восточный Тянь-Шань в третичный период представляли архипелаг островов, расположенный среди обширных морей. Вершины этих островов, по мнению А. И. Краснова (1888), в период сильного охлаждения северного полушария (послетретичный), сделавшись вершинами гор, покрылись вечным снегом и ледниками, где развитие растений стало невозможным. Изменившиеся условия должны были или уничтожить или видоизменить существовавшую тогда палеоарктическую флору. Последняя могла сохраниться в предгорьях и низких поя-

сах гор, где условия, возможно, остались более близкими к древним. Благодаря поднятию хребтов, в Азии установились условия сухого климата. Основу современной флоры, по его мнению, составляют виды, измененные под влиянием постоянно усиливающейся ксерофилизации страны и интенсивного процесса видообразования.

М. Г. Попов (1927), основываясь на опубликованных материалах Ф. Махачек (1921), отмечает, что геологические данные не только говорят о том, что Тянь-Шань является древней сушей, но что в течение раннего третичного периода или верхнего мела на нем господствовал засушливый климат пустыни и полупустыни. Он допускает, что к востоку от Тянь-Шаня или на его восточной оконечности уже в раннем третичном периоде существовали пустынные формы из циклов флоры Вельвичии. В это время появление на нем некоторых пустынных типов из африкано-индийской суши было вполне возможным, так как Тетис не мог служить непроходимым препятствием для переноса их с Лемурии в пустыню Тянь-Шаня.

Исследованиями М. М. Ильина (1937), Н. И. Рубцова (1950), В. П. Голоскокова (1956) и др. подтверждается автохтонное развитие в Тянь-Шане не только низкогорной ксерофитной (пустынной) флоры, но и криофильной, а также лугово-лесной, что согласуется с выводом А. Н. Краснова (1888) о том, что Тянь-Шань в целом давно является ареной видо- и формообразования с третичного периода.

Перейдем к ботанической характеристике отдельных хребтов Тянь-Шаня.

Джунгарский Алатау. Если по дну озерной долины Джунгарских ворот в Джунгарском Алатау встречается южный тип солянковой пустыни, то на шлейфах гор наблюдается полынная пустыня, а за ней простирается степь. На северных склонах хребта выше степи находится лесной пояс с господством тяньшанской ели. Здесь также встречаются многие алтайские мигранты — сибирская пихта, алтайская жимолость и многие травянистые растения (Рубцов, 1948). Эндемизм флоры Джунгарского Алатау Н. И. Рубцов исчисляет не более чем в 3—4%. В ботанико-географическом отношении Джунгарский Алатау, по мнению Н. И. Рубцова, на севере связан с Алтаем и Тарбагатаем, а на юге — с Заилийским Алатау.

В микологическом отношении Джунгарский Алатау еще недостаточно изучен, однако имеющийся материал, с одной стороны, подтверждает общность флоры этих горных районов, а с другой — свидетельствует о ее специфичности. Так, только в Джунгарском Алатау был найден гриб *Tilletia Goloskovii* Schwarzman, паразитирующий в завязях *Apera interrupta* (L.) Р. В. Помимо него, здесь обнаружены *Ustilago Cordai*

Liro на *Polygonum hydropiper* L., *Cintractia caricis* (Pers.) Magnus на видах *Carex*, *Tolyposporium bullatum* Schroeter на *Echinochloa crus galli* Roem. et Schult., *Melanopsichum austro-americanum* (Speg.) Berk. на *Polygonum alpinum* All., *Puccinia ferulae-songoricae* Tranz. et Eremeeva на *Ferula soongorica* Pall., *Uromyces onobrychidis* (Desm.) Léveillé на *Hedysarum soongoricum* Bge., *U. pisi* (Pers.) De Bary на *Lathyrus pratensis* L., *Puccinia longirostris* Komarov на *Lonicera humilis* Kar. et Kir., *Rhytisma salicinum* (Pers.) Rehm на видах *Salix*, *Puccinia angelicae* (Schum.) Fuck. на *Archangelica decurrens* Ledeb., *P. litoralis* Rostr. на *Mulgedium tianschanicum* Rgl. et Schum., *Melampsora euphorbiae* (Schub.) Cast. на *Euphorbia jaxartica* Prokh., *Uromyces alpestris* (DC.) Tranz. на *E. glomerulans* Prokh., *Uromyces salsolae* Reichardt на видах *Salsola*, *Puccinia absinthii* DC. на видах *Artemisia*.

Здесь упомянуты высокогорные степные, бореальные и пустынные виды грибов, приуроченные к питающим растениям, произрастающим в различных экологических условиях Джунгарского Алатау; правда, часть их встречена и в других местах Тянь-Шаня, а также вне этой горной страны, на этих или иных питающих растениях.

Среди многих грибов, собранных в Джунгарском Алатау, мы обратили внимание на обнаружение в ельнике, на высоте около 2000 м над ур. м., пустынного вида *Battarrea phalloides* Pers. Этот факт представляет большой научный интерес и заслуживает пристального изучения. Подобные находки имеют место и в других хребтах Тянь-Шаня, а также на Алтае и Кавказе.

В З а и л и й с к о м А л а т а у, наиболее изученном в флористическом и микологическом отношениях, внизу различным пустынный пояс, сложенный южной солянковой и эфемеровой пустынями с включением песков. Выше наблюдается северный тип полынной пустыни, а за ним простирается культурный или садовый пояс (Семенов, 1858, 1867), или лиственный и широколиственный пояс (Краснов, 1887, 1888), или пояс полустепи (Попов, 1934). Н. В. Павлов (1939) считает более правильным назвать его поясом кустарниково-разнотравной степи, выше которого лежат елово-лесной или субальпийский пояса, а далее — альпийский. Верхний предел распространения растительности здесь находится на высоте 3400—3500 м, а для отдельных видов доходит до 4500 м.

Флора Заилийского Алатау, по мнению Н. В. Павлова (1949), исчисляется 2000 видов, из которых 10% составляют эндемики. Здесь широко распространены виды растений гор Средней Азии, европейские, восточно-азиатские, гималайские, западно-тяньшанские и монгольские (пустынные) виды (Краснов, 1888; Голоскоков, 1949; Быков, 1950).

Географо-генетические элементы флоры Алма-Атинского заповедника, в пределах бассейна Малой Алматинки, представлены М. Г. Поповым (1941) в следующем виде. Из зарегистрированных им 600 видов семенных и высших споровых (папоротникообразных) растений элементы флоры Гинкго (куда относятся северные или бореальные виды, распространенные в мезофильной, преимущественно лесной флористической области) составляют около 90%. Из них центрально- и восточноазиатских 50—70%, бореальных 20—40%; элементов флоры Древнего Средиземья — около 10%.

Своеобразный состав флоры высших растений, разнообразные экологические условия хребта Заилийского Алатау не могли не сказаться на численности и соотношении отдельных групп грибов, которых учтено здесь более 2000 видов. Это количество не является пределом. Ежегодные сборы (Заилийский Алатау является постоянной базой учебной и производственной практик студентов биологического факультета университета и местом стационарных наблюдений сотрудников Отдела флоры споровых растений Института ботаники АН КазССР) обогащают нас новыми интересными находками. Остановимся на особенностях микофлоры Заилийского Алатау.

Если начать нашу микологическую экскурсию с пустынного пояса, то здесь, как и в пустынной зоне, мы находим *Puccinia absinthii* DC., *Leveillula taurica* Arnaud f. *artemisiae* Jacz. на видах *Artemisia*, *Uromyces chenopodii* (Duby) Schroeter на видах *Suaeda*, *U. anabasis* Kazenas на *Anabasis aphylla* L., *Naumovella Karaculinii* Kravtz. на *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin в условиях полынной и полынно-солянковой пустынь. На травянистых и кустарниковых растениях песков весьма обычны *Puccinia pugmaea* Eriksson на *Catamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Leveillula taurica* Arnaud f. *haloxyli* на *Haloxylon*, *Inonotus tamaricis* (Pat.) Maire на видах *Tamarix*. Что же касается растений галофитных лугов подгорных равнин и речных долин, то здесь на них зарегистрированы *Sorosporium Reverdattoanum* Lavrov, *Puccinia lasiagrostis* Tranz. на *Lasiagrostis splendens* (Trin.) Kunth., *Ustilago grandis* Fr., *Puccinia phragmites* (Schum.) Körn., *P. Magnusiana* Körn. на *Phragmites communis* Trin., *Tilletia elymicola* Lavrov на *Elymus multicaulis* Kar. et Kir., *Puccinia aeluropodis* Ricker. на *Aeluropus litoralis* (Gouan.) Parl. и др.

Некоторые пероноспоровые грибы, обнаруженные в условиях пустыни, найдены на питающих растениях, на которых они раньше не были известны, например: *Cystopus candidus* Pers. на *Syrenia siliculosa* (M. B.) Andrz., *Cithareloma Lehmanni* Bge., *Peronospora variabilis* Gäumann на *Atriplex tatarica* L., *P. hyoscyami* De Bary на *Hyoscyamus pusillus* L., *P. parasi-*

tica Tul. на *Chorispора tenella* (Pall.) DC., *Carpoceras ceratocarpum* (Pall.) N. Busch и т. п.

Особый интерес представляют гастеромицеты, зарегистрированные здесь. Наряду с широко распространенными *Phellorinia inquinans* Berk., *Schizostoma laceratum* Ehrenb., *Tulostoma mammosum* Fr., *T. volvulatum* Borszczov, *Battarrea phalloides* Pers., *Mycenastrum corium* (Guersent) Desvaux, *Montagnea arenaria* (DC.) Zeller, *Endoptychum agaricoides* Czern. встречаются и редкие виды: *Simblum sphaerocephalum* Schlechtendal, *Gyrophragmium Dunalii* (Fr.) Zeller, *Queletia mirabilis* Fr. и др. (Шварцман, 1959).

Поднявшись выше, мы попадаем в подгорную равнину с характерными злаково-полынными, кустарниковыми и травяно-эфемеровыми группировками, на видах которых обнаруживаем *Sphacelotheca andropogonis* (Opiz.) Bubák на *Andropogon ischaetum* L., *Erysiphe graminis* DC. f. *poae* Marchal на *Poa bulbosa* L., *Tranzscheliella otophora* Lavrov на видах *Stipa*, *Urocystis ixioliri* Zaprometov на листьях и *U. Nevodovskyi* Schwarzman в коробочках *Ixiolirion tataricum* (Pall.) Roem. et Schult. и многие другие, а также некоторые из названных выше.

Только в восточной оконечности хребта Зайлийского Алатау, где находятся низкогорья Турайгыр, Сюгаты и Богуты, расположенные в пустынном междуречье Чарын — Чилик, найден гриб *Thecaphora trigonellae* Schwarzman (1960) в бобах *Trigonella cancellata* Desf. и *T. arcuata* С. А. М. Это первая находка не только для СССР, но и мира, так как до нее головневые грибы на видах рода *Trigonella* не были известны. В настоящее время гриб обнаружен и в Тарбагатае.

Своеобразной и интересной оказалась паразитная и сапрофитная микофлора пустынных кустарников, произрастающих здесь. Около 50% видов, выявленных на них, также послужили материалом для первоописания, причем новыми оказались не только виды, но и род *Kravtzevia* Schwarzman, с единственным видом *K. halimodendri* Schwarzman. Этот род был условно отнесен нами к сем. *Valsaceae*, однако дальнейшие исследования истории развития гриба позволят найти ему более правильное место в системе грибов (Шварцман и Кравцев, 1961).

Учитывая, что флора пестроцветных толщ и нагорных ксерофитов хребта Турайгыр, как и пустынного междуречья Чилик — Чарын, является, по мнению В. П. Голоскокова (1956), остатком третичной ксерофитной флоры Тянь-Шаня (что подтвердилось нахождением здесь многих древних видов растений), то при дальнейших наших исследованиях можно ожидать и не менее интересные микологические находки.

Поднявшись выше, в область хорошо развитых лёссовых увалистых предгорий, мы попадаем в следующий кустарнико-

во-разнотравно-степной пояс, где произрастает обилие кустарников (разные виды боярки, шиповника, жимолости; клен Семенова, бересклет Семенова, курчавка Мушкетова, каркас кавказский, южная эфедра, смородина, барбарис и др.), а также деревья дикой яблони и абрикоса. Южной природе кустарниковых и древесных пород соответствуют и травянистые растения. Грибы, сопутствующие им, весьма многочисленны и своеобразны.

На обследованных нами кустарниках обнаружены многие виды грибов. Из них наиболее часто встречаются 40 видов, из которых сумчатые грибы составляют 40%, несовершенные — 37,5%, базидиальные — 20%, фикомицеты — 2,5%. Часть учтенных грибов (25%) не определилась до вида; возможно, после окончательной проверки некоторые окажутся новыми. К печати готовится обзор микофлоры горных кустарников. Остановимся на некоторых примерах. Массового развития зачастую достигают *Gymnosporangium clavariiforme* (Jacq.) DC., *G. confusum* Plowright на видах *Crataegus*; *G. fusisporum* Ed. Fischer на видах *Cotoneaster*; *Puccinia graminis* Pers. и *P. pygmaea* Erikss. на *Berberis heteropoda* Schrenk; *P. coronifera* Kleb. на *Rhamnus cathartica* L. Наблюдениями М. Н. Кузнецовой (на основании опытов искусственного заражения) подтвердились предположения Г. С. Неводовского о том, что эцидиоспоры этого гриба не поражают овес, а заражают *Bromus tectorum* L.

На узко эндемичном *Atraphaxis Muschketovii* Krassn., собственном только нижнему поясу гор Заилийского Алатау, развивается *Trichocladia atraphaxidis* Golovin. (В работах П. Н. Головина (1950, 1960) дано видовое название этого гриба «*atraxaxis*», что считаем орфографически не верным). На более южных кустарниках, обычно обитающих в южной Средней Азии до Западного Тянь-Шаня включительно, мы находим *Podosphaera tridactyla* De Bary f. *cerasi* Jacz. на *Cerasus tianschanica* Pojark. и *Uncinula celtidis* Schwarzman et Kuznetzova на *Celtis caucasica* Willd. На видах каркаса, произрастающих в различных странах, обитает несколько видов мучнистой росы, относящихся к упомянутому роду. Образцы гриба, собранные в Заилийском Алатау и Западном Тянь-Шане, очень сильно отличаются от них, а также от гриба, поражающего многие виды вяза (*Uncinula clandestina* Schroeter).

На дикорастущих плодовых и ягодниках зарегистрировано 109 видов заболеваний (Кравцев, 1941; Казенас, 1953). В Алма-Атинской зоне плодоводства Л. Д. Казенас на культурных и диких плодовых и ягодных растениях упоминает 150 заболеваний. Среди возбудителей этих заболеваний на первом месте стоят несовершенные грибы, им уступают базидиальные, сумчатые и фикомицеты. Обратил на себя внимание тот

факт, что культурные сорта яблонь не поражаются паршой — *Fusicladium dendriticum* Fuck. (*Venturia inaequalis* Wint.), между тем как для дикой яблони в Заилийском Алатау это одно из самых опасных заболеваний. Что же касается состава других грибов, выявленных на яблоне, то он почти не отличается от такового, обнаруженного в Сибири Н. Н. Лавровым (1950) и упомянутого им для Северной Азии, Т. С. Панфиловой (1940) — для Южной Киргизии, Т. С. Панфиловой и Е. Н. Ивановым (1940) — для Узбекистана и Таджикистана.

Среди корней дуба (*Quercus robur* L.), искусственно разводимого здесь, мы можем найти *Melanogaster ambiguus* (Vittad.) Tulasne, а из напочвенных макрофитов — *Scleroderma verrucosum* Pers. и *Pluteus salicinus* (Pers.) Fr., массовое развитие которых наблюдается весной, а также *Sarcoscypha protracta* Sacc. и *Dictyophora duplicata* (Bosc.) Ed. Fischer, встречающихся редко и среди других древесных насаждений. У пней дуба весьма обычен *Phallus impudicus* (L.) Pers., а на пнях и стволах развиваются разнообразные трутовые грибы и из них — *Ganoderma resinaceum* Boud. ex Pat. Последний чаще растет в южных странах на живых стволах дуба и других пород (Бондарцев, 1953).

На листьях выращиваемого здесь вяза *Ulmus pinnato-ramosa* Dieck (по определению Н. В. Павлова) развивается интересный мучнисто-росяной гриб, описанный М. Н. Кузнецовой (1950, 1961) под названием *Uncinula ulmi* Kuznetzova. Он имеет родство с китайским видом *Uncinula kenjiana* Nomata (1930), описанным по сборам из Маньчжурии, где обитает на *Ulmus pumila* L., и найден Э. З. Коваль (1961) в Приморском крае на листьях *U. pumila* в 1957 г. и *U. propinqua* Koidz. в 1959 г. Казахстанский гриб отличается от китайского меньшим числом придатков (7—15 против 18—20) и их шероховатой оболочкой (против гладкой), более округлой формой сумок (против эллипсоидальной), меньшим числом спор в сумке (2, реже 4 против 4—8) и большим их размером ($18,6—35,2 \times 13,9—19,2$ м против $16—18 \times 9—12$ м), что послужило основанием для его выделения в самостоятельный вид.

Все это мы вспомнили для того, чтобы сказать, не облегчит ли этот факт решение вопроса о родственных связях или самостоятельности вида *Ulmus pinnato-ramosa*, в чем некоторые ботаники сомневаются. Так, В. П. Голоскоков в личной беседе высказал мысль о том, что выделение среднеазиатских представителей в отдельный вид не представляется возможным ввиду отсутствия разграничительных систематических признаков между *U. pinnato-ramosa* и *U. pumila*. Указание же ряда авторов на отсутствие древовидных форм у последнего вида на востоке ареала является ошибочным, так как еще К. И. Максимович (1859) упоминал, что близ Пеки-

на встречаются деревца *U. pumila*, подобно среднеазиатским. У этого же вида И. А. Грудзинская (1960, 1961) наблюдала, что в условиях достаточного увлажнения и при поливе в побеги прорастают почти все пазушные почки и даже возникают силептические побеги второго порядка.

На травянистых растениях, произрастающих в этом поясе, можно также встретить разнообразный состав грибов. Из интересных находок назовем: *Plasmopara Holstedtii* Berlese et De Toni на *Aster altaicus* Willd., *Peronospora sordida* Berk. et Br. на *Scrophularia heucherifolia* Schrenk, *Peronospora* sp. на *Solenanthus circinatus* Led., *Cystopus candidus* Lév. на *Raphanus raphanistrum* L., *Sisymbrium Loesselii* L., *Thlaspi perfoliatum* L. и многих других; *Erysiphe labiatarum* Chev. f. *eremostachydis* Golovin на видах *Eremostachys*, *E. cichoracearum* DC. f. *lactucae* Jacz. на видах *Mulgedium*. Весьма обильны в кустарниково-разнотравно-степном поясе (табл. 1) головневые грибы. Они составляют здесь около 70% видов от общего количества (90) головневых грибов, обнаруженных в Заилийском Алатау. Среди них оказались как широко распространенные, так и редко встречающиеся (*Ustilago bulgarica* Bubák, *U. ceparum* Glowacki, *Tilletia Menieri* Hariot et Pat., *Urocystis melicae* (Lagerheim) Zundel, *Entyloma garhadioli* Golovin и др.), известные в СССР по находкам в Казахстане, и новые виды: *Tilletia Kuznetzoviana* Schwarzman в завязях *Phleum phleoides* (L.) Simk., *Entyloma parietariae* Kuznetzova et Schwarzman на листьях *Parietaria micrantha* Ldb. и *P. serbica* Rauc. (это первая находка головневого гриба на видах сем. *Urticaceae*), *Entyloma geranii* Kuznetzova et Schwarzman на листьях видов *Geranium albiflorum* Ldb., *G. collinum* Steph., *G. transversale* Kar. et Kir. и др. (на которых грибы упомянутого рода не были известны), *Entyloma acanthocerphali* Kuznetzova на листьях *Acanthocerphalus Benthawianus* Rgl. (на видах этого рода головневые грибы не упоминались) и др.

Почвенные макрофиты встречаются здесь в меньшем числе, чем в лесном поясе (около 40—45% от всех учтенных). Это будут виды родов *Morchella*, *Helvella*, *Paxillus involutus* (Batsch) Fr., *Agaricus*, *Coprinus*, *Amanitopsis*, *Scleroderma*, *Geastrum*, *Phallus*, *Endoptychum* и многих других. Из интересных микологических находок упомянем редкий гриб *Galeropsis desertorum* Vel. et Dvor., найденный в кустах шиповника на почве. Помимо Казахстана, он был собран в Средней Азии в предгорьях Александровского хребта, в Прикаспии и в окрестностях г. Махачкала, а вне СССР имеется несколько находок в Чехословакии (Васильков, 1954; Sebek, 1958; Kotlaba и Pouzar, 1959).

По северным глинистым и более холодным склонам произ-

растает осиновый лес, а в травянистом покрове — представители северной таежной флоры. Сопутствующие им грибы весьма обычны. На осине нередки *Ganoderma applanatum* (Pers. ex Wallr.) Pat., *Funalia Trogii* (Berk.) Bond. et Sing. *Polyporus picipes* Fr. был встречен один раз у основания пня *Populus tremula* L. Его единичные находки известны и из других областей СССР, Западной Европы, Северной Америки и Австралии (Бондарцев, 1953). Массового развития на листьях достигает *Marssonina castagnei* Sacc.

В некоторые годы в осиновых лесах можно наблюдать развитие *Boletus* (*Krombholzia*) *versipellis* Fr.; значительно чаще встречаются виды родов *Russula*, *Cortinarius*, *Bovista*, *Phallus*, *Trichaster melanocephalum* Czern., обитающие и выше в ельнике. Последний гриб А. А. Ячевский (1933) относит к очень древним вымирающим реликтовым формам.

На представителе таежной флоры *Poa nemoralis* L. был обнаружен головневый гриб *Tilletia transiliensis* Kuznetzova et Schwarzman, резко отличающийся от *Tilletia poae* Nagorny, развивающегося на этом же питающем растении на Кавказе.

К северным элементам флоры следует также отнести *Tilletia olida* (Riess) Winter, *Erysiphe graminis* DC. f. *bromi brachypodii* Jacz. на *Brachypodium silvaticum* (Huds.) P. B., *Erysiphe communis* Gréville f. *aconiti* Jacz. на *Aconitum excelsum* Rchb., *Sphaerotheca macularis* Magnus f. *humuli* Lév. на *Humulus lupulus* L. и др. Северный склон хребта не лишен и южных тяньшанских видов: *Cystopus tragopogonis* Schroeter, *Erysiphe cichoracearum* DC. f. *senecionis* Jacz. на *Ligularia macrophylla* DC., *Erysiphe communis* Gréville f. *aquilegiae* Westendorp на *Aquilegia atrovinosa* M. Pop. Так, в недалеком соседстве данного пояса кустарниково-разнотравной степи уживаются южные средиземноморские виды с северными сибирскими.

Следующий лугово-елово-лесной пояс располагается на высоте от 1700—1800 до 2500—2700 м. Он характеризуется наличием еловых лесов из *Picea Schrenkiana* Fisch. et Mey., где в нижней части пояса различим ельник кустарниковый, с подлеском из различных лиственных пород (осина, рябина тяньшанская, береза тяньшанская, лесные жимолости, ивы, смородина, шиповники и т. п.), а в верхней — ельник травянистый, где появляются обильные луговые травы. Эти ельники перемежаются с открытыми луговинами и полянами высокотравных субальпийских лугов.

В микологическом отношении лугово-елово-лесной пояс не менее интересен, чем кустарниково-разнотравно-степной, несмотря на то, что в нем сосредоточено меньшее количество видов. Помимо некоторых видов, общих для них, встречаются грибы, обитающие только в лугово-елово-лесном поясе. Остановимся на некоторых примерах.

Как упоминалось выше, на ели тяньшанской в настоящее время учтено 96 видов грибов и миксомицетов. Среди них оказались виды, встречающиеся и на других видах елей или известные только на ней. Б. И. Кравцев (1948), сравнивая микофлору ельников Заилийского Алатау с ельниками сибирскими и европейскими, отмечает отсутствие в этих лесах *Phellinus pini* (Thore ex Fr.) Pil. var. *abietis* (Karst.) Pil. (в настоящее время найденный), *Polystictus circinatus* (Fr.) Karst., *Abortiporus borealis* (Fr.) Sing., *Hapalopilus fibrillosus* (Karst.) Bond. et Sing., *Phellinus robustus* (Karst.) Bourd. et Galz., *Phellinus Hartigii* (Allesch. et Schnabl.) Bond.

Некоторые виды грибов, найденные на ели тяньшанской, не встречаются на других видах елей в пределах СССР и могут быть обнаружены в ельниках Западного Китая. К ним следует отнести *Leptoporus almaatensis* Pil., *Fibuloporia kazakstanica* (Pil.) Bond., *Amyloporia turkestanica* (Pil.) Bond., *Anisomyces odoratus* (Wulf. ex Fr.) Pil. var. *piceae Schrenkianae* Pil.

Специальные исследования, по просьбе Алма-Атинского лесхоза, были посвящены выяснению причин гибели молодых елей. Оказалось, что заболевание обусловлено периодически появляющимся в этих лесах сумчатым грибом *Neo-Naumovia tianschanica* Schwarzman (Шварцман, 1956, 1959). Название рода дано в честь миколога Н. А. Наумова, лучшего знатока сумчатых грибов СССР, который проверил наши образцы.

Большой интерес, с точки зрения миколого-географических связей, имеют также следующие два ржавчинных гриба: *Chrysomyxa deformans* (Diet.) Jacz. и *Chrysomyxa Weirii* Jacks. Первый описан по сборам из западных Гималаев, где обитает на *Picea moringa* Link, и затем найден в Тянь-Шане (Заилийский Алатау, Киргизский хребет, Кунгей Алатау и Терской Алатау), а второй — по сборам в северо-западной Северной Америке, где паразитирует на *Picea Engelmanni* Engelm., и отмечен на *Picea rubens* Sarg. в Алеганских горах восточной Северной Америки, а в СССР — только в Заилийском Алатау Тянь-Шаня на *Picea Schrenkiana* Fisch. et Mey. Известны случаи, когда наличие паразита указывает морфологам-систематикам, в каком направлении следует искать родственные филогенетические связи между растениями. Что же касается ели тяньшанской, то вопрос о ее происхождении, генетических и географических связях окончательно не решен. Возможно, что приведенные здесь факты облегчат ботаникам решение этого вопроса.

На различных органах *Betula tianschanica* Rupr. и *Sorbus tianschanica* Rupr. в основном зарегистрированы грибы, обитающие и на других видах березы и рябины. В условиях лесного пояса Заилийского Алатау на березе тяньшанской обна-

ружено 14, а на рябине тяньшанской 27 видов грибов. Общих видов оказалось 20,6%, а остальные характерны для каждой из названных древесных пород.

Наиболее часто на березе тяньшанской встречаются *Phyllactinia suffulta* Sacc. f. *betulae* Thuemen, *Melampsoridium betulinum* Pers., *Coriolus tephroleucus* (Berk.) Bond. и др. Последний гриб развивается также на ветвях и стволах рябины тяньшанской. На рябине весьма обычны *Podosphaera oxyacanthae* De Bary f. *sorbi* Jacz., *Gymnosporangium turkestanicum* Tranz., а из видов, не свойственных ей, — *Entomosporium maculatum* Lév., который обычно поражает листья и плоды груши в центральных областях и на юге Европейской части СССР, а также Средней Азии (Васильевский и Каракулин, 1950). В Алма-Атинской плодовой зоне этот гриб на груше не зарегистрирован, между тем как рябина поражается им очень сильно. В данном случае мы имеем пример того, как паразит, попав в новые условия, оставляет обычное питающее растение и значительно сильнее поражает другой субстрат.

На видах ив, произрастающих в данном поясе, найдены некоторые трутовые грибы, среди которых и редко встречающийся *Phellinus conchatus* (Pers.) Quél., обитающий на различных древесных породах в умеренной зоне северного полушария, как на живых; так и мертвых стволах. Помимо них, *Uncinula salicis* Winter f. *salicis* Jacz., *Melampsora salicina* Lév. зачастую появляются в обильных количествах.

На травянистых растениях этого пояса обитает разнообразный состав грибов. Среди них имеются обычные виды, зарегистрированные и в других местах, редкие виды, известные в СССР по находкам в Казахстане, а также новые виды. Остановимся на примерах последних: *Sphaerotheca fuliginea* Pollacci f. *codonopsidis* Kuznetzova на *Codonopsis clematidea* (Schrenk) C. B. Clarke, *Erysiphe labiatarum* Chev. f. *dracoccephali* Kuznetzova на *Dracoccephalum nutans* L., *Erysiphe umbelliferarum* De Bary f. *conioselini* Schwarzman на *Conioselinum latifolium* Rupr. и др.

Количество головневых грибов в лугово-елово-лесном поясе сильно убывает. Их здесь учтено 13 видов, часть которых обитает и в верхней границе кустарниково-разнотравно-степного пояса, где оказалось 15 видов. Назовем некоторых из них: *Ustilago echinata* Schroeter на листьях *Digraphis arundinacea* (L.) Trin., *U. alopecurivora* (Ule) Liro на *Alopecurus songoricus* (Roshev.) V. Petr., *U. calamagrostis* (Fuckel) Clinton на *Calamagrostis dubia* Bge., *Cintractia caricis* (Pers.) Magnus на *Carex turkestanica* Rgl., *Tilletia transiliensis* Kuznetzova et Schwarzman на *Poa nemoralis* L., *Entyloma geranii* Kuznetzova et Schwarzman на листьях *Geranium albiflorum* Ldb., *G. collinum* Steph., *Entyloma hieracii* Syd. на *Hieracium turkestanicum*

(Zahn) Nevski и некоторые другие. На большей части упомянутых питающих растений головневые грибы обнаружены впервые. Немало подобных примеров и среди других групп грибов: *Peronospora corydalis* De Bary на *Corydalis Ledebouri* Kar. et Kir., *Cystopus candidus* Pers. на *Eutrema alpestre* Led. и т. п.

В лесном поясе нами зарегистрировано наибольшее количество напочвенных макрофитов, относящихся к различным систематическим группам грибов. Из сумчатых назовем виды родов *Terfezia*, *Otidea*, *Peziza*, *Morchella*, *Gyromitra*, *Helvella*, *Mitrula*, *Geoglossum* и др., а из базидиальных — *Ramaria*, *Hydnum*, *Boletus*, *Coprinus*, *Lactarius*, *Russula*, *Clitocybe*, *Lepiota*, *Tricholoma*, *Agaricus*, *Cortinarius*, *Crucibulum*, *Cyathus*, *Calvatia*, *Lycoperdon*, *Bovista*, *Hypoblema*, *Trichaster*, *Geastrum*, *Phallus* и др.

Из интересных находок упомянем *Terfezia Leonis* Tul. — степной или пустынный трюфель, найденный М. Н. Кузнецовой на почве в смешанном ельнике на высоте 2000 м над ур. м., *Montagnea arenaria* (DC.) Zeller — обычный обитатель пустынь, обнаруженный В. Х. Темралиевой и А. Е. Байгуловой в ельнике на высоте около 2000 м, и названный выше *Battarreia phalloides* Pers. — пустынный такырный гриб, собранный Б. И. Кравцевым в ельнике Джунгарского Алатау. Возникает вопрос, каким путем могли проникнуть в лесной пояс упомянутые грибы пустынь. Возможно, что обнаружение этих пустынных видов грибов в лесном поясе Тянь-Шаня является доказательством того, что в палеогене, когда происходило поднятие гор Тянь-Шаня, на склонах низкогорий существовала полная пустыня.

В почве под елями был собран гриб, отнесенный нами к роду *Lanopila* (близкий к *L. bicolor* (Lèv.) Pat., с ареалом: Южная Америка, Западная и Восточная Индия, Африка и Гваделупа), виды которого известны в Южной Америке, Южной Африке, Индии, на острове Цейлон и т. п. Определить его видовую принадлежность пока не удалось. В почве среди корней культивируемых здесь древесных пород (сосна, дуб, ясень) обнаружен *Melanogaster ambiguus* (Vittad.) Tulasne, а на различных их органах — обычные, свойственные им виды. Мы обратили внимание на то, что гриб *Lophodermium pinastri* Chev., часто развивающийся на хвое сосны во многих местах ее естественного произрастания, в условиях Заилийского Алатау отсутствует. Наиболее вредоносным в Заилийском Алатау оказался гриб *Naetacyclus niveus* Sacc., вызывающий массовое пожелтение хвои у сосен 15—25-летнего возраста.

Микрофиты почв весьма обильны и разнообразны по систематическому составу. Из горного чернозема елового питом-

ника был выделен гриб, который описан нами под названием: *Coëmansia almaatensis* Schwarzman (1957). Это первая находка в СССР гриба упомянутого рода, виды которого распространены в Сев. и Южн. Америке, Западной Африке, Индии, на Цейлоне, во Франции и др. От близкого североамериканского вида *C. Thaxteri* Linder (1943), обитающего на мертвых личинках *Coleoptera* в Сев. Америке (Масачусетс, Кембридж), *C. almaatensis* отличается: большим диапазоном длины (5000—7000 μ против 1000 μ и более) и ширины (12—21 μ против 12,5—15 μ) конидиеносных ветвей, большим количеством клеток спороложа (7—13 против 6—10), иными размерами: стеригм (6 $\times$ 2,1 μ против 4,5—5,5 $\times$ 2—3 μ) и конидий (12—21 $\times$ 2—3 μ против 18—25 $\times$ 1,5—2 μ), что послужило основанием для его описания. Правильность выделения казахстанского образца в самостоятельный вид была подтверждена проф. Н. А. Наумовым.

В следующем субальпийском поясе, простирающемся от верхней границы лугово-елово-лесного пояса до нижней границы альпийского пояса, на высотах 2600—3000 м над ур. м., общее количество грибов резко уменьшается. Здесь, в области развития арчевников, субальпийских разнотравных лугов и отчасти высокогорных степей (Голоскоков, 1949), мы наблюдаем целый ряд видов грибов, которые в иных условиях этого хребта встретить нельзя, или находятся некоторые виды, обычно обитающие в нижних поясах и попавшие сюда в связи с переходом на другие питающие растения. Остановимся на некоторых примерах.

На видах можжевельников, произрастающих в этом поясе (*Juniperus turkestanica* Kom., *J. sibirica* Burgst. и др.), наиболее часто встречаются *Lophodermium juniperinum* De Not., *Gymnosporangium juniperinum* (L.) Mart., рестелии которого развиваются на яблоне в кустарниково-разнотравно-степном поясе, *Gymnosporangium turkestanicum* Tranz. с рестелиями на *Sorbus tianschanica* Rupr. в лесном поясе и др. К редким флористическим находкам мы относим обнаружение гриба из рода *Russinia* на хвое можжевельника, виды которого на нем неизвестны. На почве среди зарослей можжевельника довольно постоянен состав видов *Agaricales* и *Gasterales*.

На травянистых растениях различных сообществ субальпийского пояса выявлены грибы разных систематических групп, среди которых головневые представлены 10 видами, или 11,1% от всех головневых Зайлийского Алатау. Это будут виды: *Ustilago alopecurivora* (Ule) Liro на *Alopecurus songoricus* (Roshev.) V. Petr., *Cintractia caricis* (Pers.) Magnus на видах *Carex*, *Sphacelotheca Titovii* Golovin на *Rheum Wittrockii* Lundstr., *Sph. bosniaca* (Beck) Maire на *Polygonum songoricum* Schrenk, *Urocystis anemones* (Pers.) Rostrup на *Anemo-*

ne protracta (Ulbr.) Juz. и другие, заходящие и в альпийский пояс. Из видов других групп грибов упомянем *Peronospora turritidis* Gaümann на *Turritis glabra* L., *P. corydalis* De Bary на *Corydalis Gortschakovii* Schrenk, *Rhytisma salicinum* (Pers.) Rehm на *Salix alata* Kar. et Kir., *Septoria dschungarica* Domaschova на *Trollius dschungaricus* Rgl., *S. aquilegiae* Penz. et Sacc. на *Aquilegia Karelinae* (Baker.) O. et B. Fedtsch.

Альпийский пояс простирается от верхней границы распространения арчевников и субальпийских разнотравных лугов до концов современных морен и ледников. Это область развития кобрезиевых криофильных лугов и альпийских криофильных лужаек, отчасти высокогорных степей, болот и сазов, на высотах 3000—3400 м над ур. м. и выше (Голоскоков, 1949).

На травянистых растениях этого пояса, с одной стороны, встречаются виды грибов, свойственные только ему, общее количество которых резко уменьшается, а с другой — обитающие и в ниже расположенных поясах, но на других или этих же видах питающих растений. Из выявленных здесь видов упомянем: *Cystopus candidus* Pers. на *Taphrosperum altaicum* С. А. М. — это новое питающее растение для данного вида; *Trachyspora alchimillae* (Pers.) Fuckel на *Alchimilla sibirica* Lamelis, *Uromyces inaequalis* Lasch. на *Silene graminifolia* Ott., *Puccinia thesii* (Desv.) Chaillet на *Thesium alata* Kar. et Kir., *P. polygoni-vivipari* Karsten на *Polygonum nitens* (Fisch. et Mey.) V. Petr., *P. monticola* Kom., *P. Leveillei* Mont., *Uromyces geranii* (DC.) Otth. на *Geranium collinum* Steph. и др.

Головневых грибов в альпийском поясе оказалось 9 (10%) видов: *Ustilago marginalis* (DC.) Lév., *U. pustulata* (DC.) Winter, *Sphacelotheca Candolei* (Tull.) Ciferri на *Polygonum nitens*, *Sph. ustilaginea* (DC.) Ito на *Polygonum viviparum* L., *Entyloma asteris-alpini* Syd. на *Aster alpinus* L., *E. erigerontis* Syd. на *Erigeron aurantiacus* Rgl., *Urocystis nivalis* (Liro) Zundel на *Ranunculus Alberti* Rgl. et Schmalh., *R. Trautvetterianus* Rgl., *Cintractia elynae* Syd. на *Cobresia capilliformis* Ivan., *C. stenocarpa* (Kar. et Kir.) Steud., *C. caricis* (Pers.) Magnus на видах *Carex*. К интересным флористическим находкам следует отнести первое обнаружение гриба из рода *Urocystis* на *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bge., отличающегося от других видов, обитающих на лютиковых, рядом признаков, что позволит после дополнительных исследований описать его.

Из сумчатых грибов назовем *Pseudorhytisma bistortae* Juel., паразитирующий на листьях *Polygonum nitens*. К. Е. Мурашкинский и М. К. Зилинг (1928) относят его к реликтовым арктогорным видам. Он был обнаружен ими в Саянах на *Polygonum bistorta* L. и известен в Альпах на *Polygonum alpinum* All.

Чтобы закончить наш обзор особенностей микофлоры Заилийского Алатау, мы остановимся на суммированных данных таблицы 1, касающихся головневых грибов этого хребта. Из 90 видов, относящихся к 11 родам, большая часть (7 родов и 53 вида) приходится на семейство *Ustilaginaceae*, ему уступает семейство *Tilletiaceae* (4 рода и 37 видов), среди которых 27% видов, или 12,2% от общего числа (90), послужили образцами для первоописания. Наибольшее количество головневых грибов выявлено в кустарниково-разнотравно-степном поясе (около 70% видов). Спускаясь вниз и поднимаясь вверх от него, численность видов резко убывает, причем эта закономерность повторяется и в других группах грибов, что в свою очередь согласуется с распределением флоры цветковых растений, а также фауны (Северцев, 1873) в зависимости от вертикальной поясности.

Подобная закономерность в распределении растений имеет место и в других хребтах, однако если сравнить Тянь-Шань с западноевропейскими Альпами, то наблюдаются и своеобразные отличия, обусловленные, по мнению Н. А. Северцева (1873), теми различиями, которые наблюдались в ледниковом периоде между физической географией Альп и Тянь-Шаня. Так, в Альпах убывание числа видов растений идет в одном направлении — снизу вверх, причем наибольшее их количество сосредоточено в равнине. В Тянь-Шане, в отличие от Альп, снижение числа видов идет в двух направлениях: вниз от предгорного пояса кустарниково-разнотравной степи, где сосредоточено наибольшее число видов, и вверх от него.

Н. А. Северцев (1873), изучавший вертикальное распространение птиц в Средней Азии, подметил, что среди наибольшего количества птиц, выявленных в поясе кустарниково-разнотравной степи, встречаются и европейские виды, которые обычно живут на равнине, а в Средней Азии превратились в горных жителей. Это он объясняет теми различиями, которые наблюдались в ледниковом периоде в Альпах и Тянь-Шане.

В Альпах, в связи с близостью морей и большей влажностью воздуха, ледники опускались ниже (до 180—190 м над ур. м.), чем в Тянь-Шане (до 1000—1200 м). Различался и тип оледенения. Если в Альпах происходило сплошное оледенение межгорных долин, и в таком случае растительность и фауна отступали в прилежащие лесные низменности, то в Тянь-Шане оно носило сетчатый нагорный характер. В последнем случае ледники, опускавшиеся с вершин, заполняли только некоторые ущелья и долины, а в остальных — сохранялась растительность, не затронутая оледенением. Но так как низменности Средней Азии в это время были покрыты морем или уже на них существовали пустыни по берегам отступающего

Распространение головневых грибов Заилийского Алатау
в зависимости от вертикальной поясности

Семейство и род	Вертикальные пояса						
	Всего видов	Из них новых	пустынный	кустарниково-разнотравно-степной	лугово-еловой лесной	субальпийский	альпийский
			южно-солянковая и эфемеровая пустыня в нижней части, а в верхней—северный тип полын. пустыни; 153—652 м над ур. м.	заросли древесных и кустарниковых листовенных пород и эфемеровых многолетников, двудольные степные участки; 612—1600—1800 м над ур. м.	хвойные еловые леса; ельник кустарниковый и ельник травяной перемежаются с луговыми полянами; 1700—1800—2500—2700 м над ур. м.	арчевники, ивняки, травянистые ценозы из лесо-луговых, альпийских и горно-степных видов; 2600—2700—2800—3000 м над ур. м.	кобрезиевые криофильные луга и альпийские лужайки; высокогорные степи, болота и сазы; 3000—3100—3400 м и выше
1	2	3	4	5	6	7	8
USTILAGINACEAE							
<i>Ustilago</i>	34	—	4	29	2	3	2
<i>Tranzscheliella</i>	1	—	1	—	—	—	—
<i>Contractia</i>	3	—	1	2	1	1	2
<i>Sphacelotheca</i>	10	—	1	3	—	4	2
<i>Sorosporium</i>	3	—	2	1	—	—	—
<i>Thecaphora</i>	1	1	1	—	—	—	—
<i>Tolyposporella</i>	1	—	—	1	—	—	—
Всего видов	53	1	10	38	3	8	6
% от 53		1,9	18,9	71,7	5,7	15,1	11,3
TILLETIACEAE							
<i>Tilletia</i>	10	3	2	7	1	—	—
<i>Entyloma</i>	14	5	—	9	7	1	1
<i>Schroeteria</i>	1	—	—	1	—	—	—

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Urocystis</i>	11	2	2	6	2	1	2
<i>Doassansia</i>	1	—	—	1	—	—	—
Всего видов	37	10	4	24	10	2	3
% от 37		27,0	10,8	64,9	27,0	5,4	8,1
Всего видов <i>Ustilaginales</i>	90	11	14	62	13	10	9
% от 90		12,2	15,5	68,9	14,4	11,1	10,0

Примечание. Около 20% видов не ограничены в своем распространении одним каким-либо поясом, а заходят в пограничные на те же или иные виды питающих растений.

моря, то флора и фауна в ледниковый период опускаться с гор в равнины не смогли, а сосредоточились в предгорьях, представлявших береговые полосы пустынных бассейнов. С образованием пустынь внизу и таянием и отступлением ледников вверху из пояса кустарниково-разнотравной степи шло расселение организмов в двух направлениях — как вверх, так и вниз (Павлов, 1948).

Таким образом, мы видим, что распределение микофлоры в зависимости от вертикальной поясности подчинено тем же закономерностям, какие имеют место при расселении цветковых растений, а также фауны. Сказанное подтверждается материалами, имеющимися и по другим хребтам, на характеристике которых мы и остановимся.

Что же касается численности видов и родов, а также состава семейств питающих растений, на которых обитают головневые грибы в Заилийском Алатау, то эти данные суммированы в таблице 2. Из них следует, что здесь произрастает 98 (или 44%) видов, относящихся к 60 (или 66%) родам, распределяющихся между 15 (или 68%) семействами, на которых паразитируют головневые грибы в Казахстане. Некоторые виды, роды и даже семейства упоминаются впервые.

Микофлору Чу-Илийских гор, являющихся северо-западным продолжением хребта Заилийского Алатау, изучает З. М. Бызова (1961). Они расположены в пределах пустынного пояса и лишены альпийских высот. На шлейфах Чу-Илийских гор встречается типичная эфемеровая пустыня самого южного типа, а на высотах господствует северная полынная пустыня. Согласно данным М. Г. Попова (1938, 1940),

Таблица 2

Численность родов и видов питающих растений по семействам, на которых головневые грибы зарегистрированы в Казахстане

Семейства питающих растений	Количество		Из них в Заилийском Алатау	
	родов	видов	родов	видов
<i>Sparganiaceae</i>	1	1	—	—
<i>Alismataceae</i>	2	2	1	1
<i>Gramineae</i>	40	92	33	46
<i>Cyperaceae</i>	3	26	2	12
<i>Juncaceae</i>	1	1	—	—
<i>Liliaceae</i>	4	6	3	4
<i>Amaryllidaceae</i>	1	1	1	1
<i>Urticaceae</i>	1	2	1	2
<i>Polygonaceae</i>	2	12	2	6
<i>Caryophyllaceae</i>	5	6	—	—
<i>Ranunculaceae</i>	9	20	6	10
<i>Berberidaceae</i>	1	1	1	1
<i>Papaveraceae</i>	1	2	—	—
<i>Leguminosae</i>	3	5	1	2
<i>Geraniaceae</i>	1	3	1	3
<i>Umbelliferae</i>	1	2	1	1
<i>Primulaceae</i>	1	1	—	—
<i>Boraginaceae</i>	1	1	1	1
<i>Scrophulariaceae</i>	1	1	1	1
<i>Plantaginaceae</i>	1	1	—	—
<i>Rubiaceae</i>	1	1	—	—
<i>Compositae</i>	10	11	5	7
Итого	22	91	60	98

Н. В. Павлова (1948, 1949), А. П. Гамаюновой и В. П. Голоскокова (1949), В. В. Фисюн (1953), во флоре Чу-Илийских гор насчитывается не более 1000—1200 видов, среди которых множество южных элементов. «Главнейшей особенностью последних следует считать наличие видов, родство которых, бесспорно, относится к древнейшим палеотропическим, т. е. африканским, элементам флоры» (Павлов, 1949, стр. 253). К ним ботаники относят *Niedzvedzchia semiretschenskia* В. Fedtsch., *Zygophyllum stenocarpum* Schrenk. Своеобразен также состав эндемиков Чу-Илийских гор, представленных растениями древнесредиземноморского, аутохтонно-туранского типа. Здесь же произрастают проникшие сюда и иранские виды. М. Г. Попов (1938) считает, что останцы упомянутой третичной теплолюбивой флоры могли сохраниться в Чу-Илийском пустынном низкогорье вследствие того, что эти растения в большинстве своем были связаны с третичными гипсоносными пестроцветными глинистыми толщами (гаммадой), но так как в плейстоцене гипсоносные породы Чу-Илийских гор были размыты и

уничтожены дождями и позднейшим пустынным выветриванием, то обитавшие на них растения разместились вторично на более или менее подходящих субстратах: недзвецкия — на известняках, юриния — на порфиритах, астрагалы — на сланцах и т. п.

В Чу-Илийских горах З. М. Бызова насчитывает более 500 видов и 86 форм грибов, из которых около 90 не определены до вида; возможно, многие из них окажутся новыми. Здесь преобладают несовершенные грибы, им уступают базидиальные, сумчатые и низшие грибы. Паразитов 320 видов и 86 форм, а остальные являются сапрофитными организмами. Они выявлены на 360 видах питающих растений, относящихся к 210 родам и 45 семействам. Для некоторых широко распространенных видов грибов выявлены питающие растения, на которых эти грибы не были известны. Кроме них, зарегистрированы грибы, не отмеченные раньше для Казахстана: *Puccinia arenariae* (Schum.) Wint. на *Dianthus crinitus* Sm., *Uromyces sclerochloae* Tranz. на *Sclerochloa dura* (L.) P. B., *U. anthyllidis* (Grev.) Schroeter на *Trigonella orthoceras* Kar. et Kir., *Aecidium pedicularis* J. Kataeva на *Pedicularis macrochila* Vved. и др. и в СССР: *Sphaerotheca macularis* Magnus f. *erodii* Jacz. на *Erodium cicutarium* (L.) L'Herit, упоминается в работе А. А. Ячевского (1927) для Алжира и Далмации (Югославия), *Ramularia jurineae* Hollos на *Jurinea robusta* Schrenk Н. И. Васильевский и В. П. Каракулин (1937) приводят для Венгрии на *Jurinea mollis* (L.) Rchb.; *Puccinia sclerochloae-duri* Uljanish. на *Sclerochloa dura* (L.) P. B. Этот гриб упоминается в работе В. И. Ульянищева (1959) только для Азербайджана.

По материалам, собранным в Чу-Илийских горах, описаны следующие формы мучнисто-росяных грибов: *Sphaerotheca macularis* Magnus f. *biebersteiniae* Byzova на *Biebersteinia multifida* DC., *Leveillula taurica* Arnaud f. *silene* Byzova на *Silene heptapotamica* Schischk., f. *leonuri* Byzova на *Leonurus turkestanicus* V. Krecz. et L. Kupr. На этих растениях формы *Leveillula* ранее не отмечались (Бызова, 1961). Здесь также были найдены и редко встречающиеся виды.

Из 28 видов головневых грибов, обнаруженных в Чу-Илийских горах, 4 (или 14,3%) оказались новыми: *Thecaphora Schwarzmaniana* Byzova на листьях *Rheum cordatum* A. Los. Грибы упомянутого рода на представителях сем. *Polygonaceae* до этой находки не были известны, а питающее растение является эндемом Средней Азии; *Entyloma Pavlovi* Schwarzman на *Heteracia Szovitsii* Fisch. et Mey., *E. kazachstanica* Schwarzman на *Tragopogon rubrum* Gmel., *Melanotaenium Byzovae* Schwarzman на *Galium tenuissimum* M. B. являются не менее интересным дополнением к флоре головневых грибов

СССР. К ним следует также отнести *Entyloma geranii* Kuznetzova et Schwarzman. Гриб описан по сборам в Заилийском Алатау, где обитает на различных видах герани, а в Чу-Илийских горах на *Geranium transversale* (Kar. et Kir.) A. Vved., являющимся одним из тех же питающих растений. Гриб *Ustilago carnea* Liro, паразитирующий на *Polygonum convolvulus* L., не упоминается в нашей работе (Шварцман, 1960) для Чу-Илийских гор.

Не менее интересны и другие группы грибов, среди которых заслуживают внимания пероноспоровые. Их учтено 43 вида, относящихся к 5 родам. Возможно, некоторые после проверки послужат материалом для первоописания.

Терскей Алатау представляет собой один из хребтов Центрального Тянь-Шаня. Он простирается от Хан-Тенгри на востоке до р. Чу на западе, с высотами выше 5000 м над ур. м. Только северные склоны восточной части хребта находятся в Казахской ССР, основной же массив относится к Киргизской ССР.

Микофлора Терскей Алатау в пределах Киргизии подытожена А. А. Домашовой (1960). Ею учтено 608 видов и 93 формы грибов, относящихся к 186 родам. По вертикальным поясам они распределяются следующим образом. Наибольшее количество 322 вида (или 53%) приходится на елово-лесной пояс (2000—2800 м над ур. м.), а 297 видов (или 48%) — на побережье оз. Иссык-Куля (1600 м) и предгорья (1700—2000 м). Мало видов в субальпийском поясе (3000—3500 м) — 49 и альпийском поясе (3200—4200 м) — 43; 14 видов и три формы оказались новыми и описаны А. А. Домашовой.

Многие виды грибов, выявленные ею, обнаружены и в казахстанской части хребта, однако у нас имеются и такие, которые не упоминаются в работе А. А. Домашовой. На некоторых примерах последних мы и остановимся. Из миксомицетов наиболее часты виды рода *Lycogala*, из дискомицетов обнаружены виды рода *Otidea*, из агариковых — *Marasmius*, из гастеромитов — *Colonnaria*, из несовершенных грибов — *Cercospora* и др.

Первыми находками для СССР являются виды: *Cercospora oxyriae* Rostr., паразитирующий на *Oxyria elatior* R. Br., ранее известный в Гренландии и Швейцарии на листьях *O. digina* Hill., и *Colonnaria columnata* (Bosc) Ed. Fischer (*Clatraceae*), обитающий в Северной и Южной Америке, Японии и на Гавайских островах. Из этого же семейства А. А. Домашова обнаружила гриб *Simblum sphaerocephalum* Schlechtendal на побережье оз. Иссык-Куль, в районе урочища Тосор. В Казахстане его находили дважды в полынной пустыне пустынного пояса Заилийского Алатау (Шварцман, 1959). Факт встречаемости *Battarrea phalloides* Pers. в лесном поясе Тер-

скей Алатау, на высоте 2200 м над ур. м., в Джунгарском Алатау, на Алтае и Кавказе заслуживает особого внимания, и мы к нему еще вернемся.

В Киргизском Алатау (Александровский хребет) поясность такая же, как в Заилийском и Джунгарском Алатау: от полынно-эфемерово́й пустыни (ниже 800 м над ур. м.) до степного пояса, из типчаково-ковыльных группировок и двудольного разнотравья (от 800—1100 до 1500—1700 м) и лугово-степного, с фрагментами еловых лесов (*Picea Schrenkiana*) и арчевников (*Juniperus semiglobosa*, *J. sabina*, *J. seravschanica*). На крайней западной оконечности хребта произрастают южные виды кустарников: *Pistacia*, *Celtis*, *Amygdalus* и т. п. Субальпийский пояс на высоте от 2000—2100 до 2900—3000 м представлен мезофильными лугами, а альпийский пояс — 2900—3000 м и выше — низкотравными кобрезиевыми или кобрезиево-типчаковыми формациями в комплексе с манжетковыми лугами. Численность флоры этого хребта еще не подытожена; она, возможно, составит около 2000 видов. Сюда заходят эндемики Восточного и Западного Тянь-Шаня (Шишкин, 1913; Попов, 1940; Аболин, Коровин и Советкина, 1934; Павлов, 1948 и др.).

Микофлора, собранная здесь (Шварцман, 1949; Бызова, 1961), еще полностью не обработана. В общих чертах она напоминает микофлору Заилийского Алатау. Обнаруженные виды относятся к различным систематическим группам, среди которых много ржавчинных и несовершенных грибов. Головневые грибы не так многочисленны, как в Заилийском Алатау; возможно, они здесь менее изучены. Из последних назовем *Ustilago crameri* Körn., *U. bromivora* (Tul.) Fisch. v. Waldh., *U. bullata* Berk., *U. phrygica* Magnus, *U. pustulata* (DC.) Winter, *Cintractia caricis* (Pers.) Magnus, *Sphacelotheca bosniaca* (Beck.) Maire, *Tilletia Bornmülleri* Magnus и др. Из других групп довольно часты *Pleurotus eryngii* (DC.) Fr., *Endoptychium agaricoides* Czern., *Calvatia lilacina* (Berk. et Mont.) Lloyd, *C. caelata* (Bull.) Morg., виды родов *Bovista*, *Lycoperdon*, *Agaricus*, *Cortinarius* и др. Гриб *Phellinus Demidoffii* (Lév.) Bond. et Sing. на стволах *Juniperus* весьма обычен в Киргизском Алатау, но не известен в Заилийском Алатау, и обнаружен в Таласском Алатау, граничащем с Киргизским Алатау. Микофлора этих двух хребтов имеет много общих видов, однако выявлены и такие, которые характерны для каждого из них.

В Таласском Алатау, как и в упомянутых выше хребтах, поясность хорошо выражена, но состав флоры совсем иной. От подгорных равнин до высоты 1000—1100 м над ур. м. простирается пояс разнотравно-тяньшанской степи (Павлов, 1948) или сухой двудольно-разнотравной степи (Культиасов, 1938). За ним следует пояс нагорной кустарниковой степи —

от 1200 до 2500 м над ур. м., с характерными злаками, мезофильным разнотравьем из гречишных, астрагалов, остролодок, лютиков и кустарников (рябина тяньшанская, жимолости, ивы, шиповники и др.). Выше, от 2500 до 3000—3200 м, располагается субальпийский пояс, представленный зарослями арчи, высокотравными субальпийскими лугами, высокогорной степью и зарослями ксерофитов. Только в бассейне р. Карагоин встречается елово-пихтовый лесок из ели Шренка и пихты Семенова. Альпийский пояс идет выше 3000 м над ур. м. В нем сосредоточены многие эндемичные растения хребта.

Микофлора Таласского Алатау еще недостаточно изучена. Однако материал, которым мы располагаем, свидетельствует о том, что в поясе разнотравно-тяньшанской степи встречено 25% видов от общего количества учтенных грибов. Наибольшее количество их — 82% — обитает в поясе нагорной кустарниковой степи. Сравнительно мало видов — 14,3% — в субальпийском и единичные находки в альпийском поясе — 3,6%.

На эндемичных растениях Таласского Алатау могут быть обнаружены и эндемичные виды грибов, или на них поселяются грибы, известные на других видах питающих растений. Так, на листьях *Populus talassica* Kom. паразитирует эндемичный гриб *Septoria tianschanica* Kravtz. и широко распространенный, обитающий на разных видах тополей *Taphrina aurea* Fr. Правда, симптомы поражения листьев тополя таласского отличаются от симптомов поражения других видов тополей. На них не образуются золотисто-желтые вздутия, а появляются неясные желтовато-оранжевые пятна.

На стволах видов *Lonicera* весьма обычен *Phellinus lonicerinus* (Bond.) Bond. et Sing. Помимо трутовых грибов, здесь много ржавчинных, меньше мучнисто-росяных, пластинчатых и гастеромицетов.

Из головневых грибов встречены *Ustilago marginalis* (DC.) Lév. на *Polygonum nitens*, *U. scorzonerae* (Albert. et Schwein) Schroeter на *Scorzonera* sp.; *Cintractia caricis* (Pers.) Magnus на видах *Carex*, *Sphacelotheca Candollei* (Tul.) Ciferri на *Polygonum nitens*; *Sph. bosniaca* (Beck) Maire образует мешковидные вздутия на соцветиях и на верхних листьях *Polygonum alpinum* All. Ни один из исследователей (De Candolle, 1815; Link, 1825; Ohmüller, 1873; De Toni, 1888; Beck, 1894; Schellenberg, 1907; Maire, 1908; Cruchet, 1908) в своих диагнозах не упоминает о способности его образовывать галловые наросты на подземной части стебля. Они были обнаружены на некоторых растениях горца альпийского в Таласском Алатау. В завязях *Hordeum crinitum* (Schreb.) Desf. паразитирует *Tilletia Bornmülleri* Magnus — это типичный обитатель Малой и Средней Азии.

Нижний пояс К а р а т а у, как бы соприкасающийся с Таласским Алатау, представлен сухой разнотравно-двудольной степью туранского или тяньшанского типа, характеризующегося сменой аспектов: эфемеровый, затем злаковый и, наконец, крупношироколиственный двудольный. Растения последнего ведут себя подобно эфемероидам. За ним следует пояс высокотравно-кустарниковой степи (Культиасов, 1927; Павлов, 1937).

Во флоре цветковых растений Каратау, по данным Н. В. Павлова (1949), насчитывается примерно 2000 видов, из которых 10% являются эндемиками, сосредоточенными главным образом на вершинах хребта. Вследствие этого они могут быть выделены в особый пояс эндемичных нагорных ксерофитов хребта. Древнейшими элементами флоры Каратау являются палеотропические и родственные им виды. Отмечаются и африканские элементы, которые М. Г. Попов (1927, 1938) относит к палеогеновому возрасту. Основной же состав флоры Каратау представлен средиземноморско-туранскими аутохтонными видами. Как предполагает Н. В. Павлов (1949), они вначале мигрировали из Передней Азии и особенно Ирана в Среднюю Азию и Казахстан в виде каких-то исходных форм, давших позднее (в неогене или начале четвертичной эпохи) начало мощным очагам видообразования, одним из которых и является Каратау. Группа бореальных эндемиков, как и китайские виды, здесь представлена слабо.

Микофлора Каратау чрезвычайно интересна и богата. Собранный обильный материал еще полностью не обработан, что не дает возможности говорить о численности и соотношении отдельных систематических групп грибов. Однако следует отметить частую встречаемость ржавчинных, головневых, мучнисто-росяных грибов. Пластинчатых, трутовиковых и низших грибов мало, но много несовершенных грибов. Среди определенных видов оказались как широко распространенные, так редко встречающиеся и новые виды. Многие грибы, известные и в других местах, нашли для себя иные виды питающих растений. Остановимся на некоторых примерах, которые помогут нам проследить особенности микофлоры в зависимости от вертикальной поясности хребта.

В нижнем поясе предгорий, где господствует эфемерово-двудольная пустыня (Павлов, 1947), характеризующаяся множеством эфемерных однолетников, среди которых выделяется *Poa bulbosa* L., с обычно паразитирующими на ней *Erysiphe graminis* DC. f. *poae* Marchal, *Uromyces poae* Rabh. и *Puccinia poae-sudeticae* (West.) Jorst., а также *Carex pachystilis* Gay., на котором находим *Puccinia caricis* Klebahn и *Cintractia caricis* (Pers.) Magnus; встречаются и длительно вегетирующие многолетники с обитающими на них грибами: *Leveillula tau-*

rica Arnaud f. *psoraleae* Jacz. на *Psoralea drupacea* Bge., *Puccinia cinae* Tranz. et Kuprewicz на *Artemisia cina* Berg., *Sphaerotheca pannosa* Lév. var. *rosae* Woron., *Phragmidium tuberculatum* J. Müller на *Hulthemia berberifolia* Dumort и другие.

Здесь же, ранней весной, мы можем наблюдать массовое развитие *Morchella steppicola* Zerova и *Pleurotus eryngii* (DC.) Fr. Первого гриба — среди различных травянистых растений, а второго — у основания стеблей различных ферул.

В следующем поясе (от 750 до 1000 м над ур. м.), представленном сухой разнотравной степью (Культиасов, 1926, 1927), туранской или тяньшанской двудольно-разнотравной степью (Коровин, 1934; Павлов, 1947), господствуют крупные, длительно вегетирующие растения, с сопутствующей паразитной и сапрофитной микофлорой: *Ustilago bullata* Berk., *U. agrestis* Syd., *Tilletia controversa* Kühn на *Agropyron Aucheri* Boiss., *Puccinia eremuri* Komarov на видах *Eremurus*, *Erysiphe cichoracearum* DC. f. *cousinia* Jacz. на видах *Cousinia*, *E. cichoracearum* DC. f. *inulae* Jacz., *Leveillula taurica* Arnaud f. *inulae* Jacz. на *Inula grandis* Schrenk, *Puccinia libani* P. Magnus на *Prangos pabularia* Lindl., *Erysiphe labiatarum* Chev. f. *eremostachydis* Golovin на видах *Eremostachys*, *E. labiatarum* Chev. f. *phlomidis* Jacz. на *Phlomis salicifolia* Rgl., *Trichocladia astragali* Neger, *Uromyces punctatus* Schroeter на видах *Astragalus* и др.

Здесь также можно встретить *Tilletia aegilopsidis* Golovin на *Aegilops cylindrica* (Ces.) Host., *Ustilago lepyrodictidis* Schwarzman на *Lepyrodictis stellarioides* Schrenk, *Tilletia Bornmülleri* Magn. на *Hordeum crinitum* (Schreb.) Desf., *Ustilago bromivora* (Tul.) Fisch. v. Waldh. на *Bromus oxyodon* Schrenk, *B. Danthoniae* Trin. и др.

Выше (более 1000 м над ур. м.) различимы ландшафты пояса нагорнокустарниковой степи, где местами произрастают можжевельник, кизильник, жимолость, каркас, клен Семенова, яблоня, груша, боярышник, миндаль, вишня, спирея, виноград, фисташка, ясень и др., со свойственной им микофлорой. Здесь наряду с широко распространенными видами были найдены и редко встречающиеся, относящиеся к трутовым грибам и требующие дополнительной проверки.

На некоторых эндемичных растениях Каратау найдены и эндемичные виды грибов: *Nectria lepidolophae* Schwarzman вызывает отмирание ветвей *Lepidolopha karatavica* N. Pavl., или встречаются обычные виды: *Tranzscheliella otophora* Lavrov на *Stipa karataviensis* Roshev., *Erysiphe umbelliferarum* De Bary f. *eryngii* Jacz. на *Eryngium karatavicum* Iljin и т. д.

Н. Н. Лавров (1934) по сборам в Восточно-Казахстанской области описал гриб под названием *Tolyposporella Semenovia-na* Lavrov, развивающийся на листьях *Polypogon maritimus*

Willd., и лишь спустя 35 лет после этой находки, мы его собрали в Каратау, вдоль горной речки близ перевала Байджансай как на упомянутом питающем растении, так и на произрастающем рядом *P. monspeliensis* (L.) Desf. (Шварцман, 1960).

На *Spiraeanthus Schrenkianus* (Fisch. et Mey.) Max., являющимся, по мнению Б. А. Быкова (1953), реликтом ксерофитных редколесий и кустарниковых степей палеогена, с ареалом, ограниченным горами Каратау и центральной частью Бетпак-Далы, были найдены некоторые сумчатые и пикнидиальные грибы, развивающиеся на отмершей древесине. В указанных местах его естественного произрастания паразитных видов на нем не было обнаружено.

Чтобы закончить наш обзор, касающийся микофлоры Каратау, упомянем еще один головневый гриб *Cintractia Uljanishevianum* Schwarzman, развивающийся в завязях *Holoschoenus vulgaris* Link, который растет здесь по болотистым и солонцеватым лугам.

Угамский хребет с высотами до 3623 м над ур. м. является отрогом Таласского Алатау, продолжающимся на юго-западе хребтом Каржантау, достигающим в среднем до 2000 м над ур. м., с высшей точкой до 2834 м. По гребню Угамского хребта ныне проходит граница Казахской ССР и Узбекской ССР. Эти хребты, как и ряд других, ранее относились к Бостандыкскому району Чимкентской области, переданному Узбекской ССР. В сложении хребтов участвуют девонские и каменноугольные известняки.

Результаты ботанических исследований (от Федченко, 1898—1905; Шкапского, 1906; Липского, 1906; Минквица, 1916 до Попова, Баранова, Дробова, Коровина, Культиасова, Аболина, 1921—1929; Демидовской, 1938; Макаrchука, 1939; Чабана, 1941; Павлова, 1948—1949; Быкова, 1949 и др.) позволили Н. В. Павлову (1956) прийти к заключению, что как по флористическому составу, так и по генезису на территории Бостандыкского района (а следовательно, и в хребтах Угамском и Каржантау) находятся представители трех (бореальной, древнесредиземноморской и гинкговской мезофильно-лесной субтропической) флористических областей, указанных М. Г. Поповым (1949) для северного полушария. Во флоре района, хотя и имеется много общих видов с Таласским Алатау и Каратау, но в то же время наблюдаются и различия. Эндемизм флоры составляет около 7%. Он сосредоточен в характерных полиморфных родах и несет признаки неоэндемического горного видообразования.

Все вышесказанное о характере флоры цветковых растений можно всецело отнести и к микофлоре, выявленной здесь.

Она разнообразна по своему составу и довольно многочисленна. Наряду с широко распространенными, обнаружены редко встречающиеся и эндемичные виды грибов. Многие грибы обитают и в других местах Казахстана, но в Угамском хребте и в Каржантау они приурочены к иным видам питающих растений. Остановимся на некоторых наиболее интересных примерах, касающихся распространения микофлоры в зависимости от вертикальной поясности.

Пояс эфемеровой (южной) пустыни — 0—500 м над ур. м. — в Бостандыкском районе, как отмечает Н. В. Павлов (1956), потерял свой первоначальный естественный облик, так как большая часть территории освоена под возделывание сельскохозяйственных (овощных и технических) культур. О микофлоре, выявленной в подобных условиях, упоминалось выше при характеристике нижнего пояса хребта Каратау, а также пустынной зоны.

Особый интерес представляет микофлора следующего пояса — лесо-кустарникового или ореховых лесов и лиственных кустарников. Его происхождение Н. В. Павлов, как и другие ботаники, рассматривает как реликтовое образование, где сохранились фрагменты субтропической третичной растительности. Он простирается от 500 до 1500—1800 м над ур. м.

Грибы, встреченные в растительных сообществах этого пояса, весьма различны. Из наших опубликованных данных (Шварцман, 1956) следует, что микофлора дикорастущих орехоплодных и плодовых не отличается от таковой, выявленной на этих или близких видах питающих растений, произрастающих и в других местах не только СССР, но и мира.

Так, специфичными для *Juglans fallax* Dode являются: *Marssonina juglandis* (Lib.) P. Magn., *Microstoma juglandis* Sacc., *Microsphaera juglandis* Golovin, *Cytospora juglandina* Sacc., *Phoma juglandina* Sacc.; для *Malus Sieversii* (Ledeb.) Roem. — *Fusicladium dendriticum* Fuck., *Podosphaera leucotricha* Salmon; для *Amygdalus communis* L. — *Polystigma rubrum* (Pers.) DC. f. *amygdalis* Desm.; для *Prunus divaricata* Ledeb. — *Exoascus pruni* Fuck., *Uncinula prunastri* Sacc., *Cytospora rubescens* Fr.; для *Pistacia vera* L. — *Cylindrosporium pistaciae* (Desm.) Vassil.; для видов *Lonicera* — виды *Microsphaera*, *Lasiobotrys lonicerae* Kunze.; для видов *Crataegus* — виды *Podosphaera*, *Phyllactinia*, *Gymnosporangium*; для видов *Cotoneaster* — виды *Gymnosporangium*.

На стволах упомянутых и других естественно произрастающих и культивируемых здесь древесных и кустарниковых пород довольно разнообразны трутовые грибы: *Cerrena unicolor* (Bull. ex Fr.) Murr., *Inonotus hispidus* (Bull. ex Fr.) Karst., *Polyporus squamosus* (Huds.) Fr., *Laetiporus sulphureus* (Bull. ex Fr.) Bond. et Sing., *Coriolus versicolor* (L. ex Fr.) Quél., *C. hir-*

sutus (Wulf. ex Fr.) Quél., *Polyporus arcularius* (Batsch.) Fr., *Fomes fomentarius* (Fr.) Gill., *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat., *Trametes suaveolens* (L.) Fr., *Funalia Trogii* (Berk.) Bond. et Sing., *Phellinus pomaceus* (Pers.) Maire, *Ph. lonicerinus* (Bond.) Bond. et Sing., *Ph. rimosus* (Berk.) Pil., *Ph. ampelinus* (Bond.) Bond. et Sing. и др.

На травянистых растениях этого пояса наряду с широко распространенными видами оказались грибы, послужившие материалом для их первоописания. Так как они встречаются в разных поясах, то мы на примерах их остановимся ниже.

В поясе сухой разнотравно-двудольной нагорной степи, простирающемся от 1500—1700 до 2600—2800 м над ур. м., появляются арчевые редколесья из *Juniperus semiglobosa* Rgl., *J. seravschanica* Kom., с сухим ксерофитно-степным травяным покровом, а также заросли кустарников и местами высокотравные мезофильные луга. Компонентами микофлоры этого пояса являются многие группы грибов, среди которых преобладают ржавчинные, несовершенные, мучнисто-росяные, головневые. Мало трутовых, агариков и гастеромицетов.

Так, на стволах можжевельников изредка встречается *Phellinus Demidoffii*, обнаруженный в Киргизском и Таласском Алатау, а также некоторые виды рода *Poria*, а на разрушенных пнях миксомицеты — *Mycilago spongiosa* Morg. и др.

В нижней части этого пояса на листьях *Sorbus persica* Hedl. паразитирует *Gymnosporangium* sp., рестелии которого 30 июля оказались незрелыми. На стволе живого дерева *Crataegus pontica* C. Koch. была обнаружена группа плодовых тел *Phellinus ribis* (Schum. ex Fr.) Quél. f. *crataegi* Bourd. et Galz. Это первая находка гриба для СССР.

На листьях эндемичного для Средней Азии кустарника *Restella Albertii* (Rgl.) Pobed., произрастающего в субальпийском поясе Тянь-Шаня и Памироалая, можно наблюдать массовое развитие ржавчинного гриба *Melampsora stelleriae* Teich. Этот гриб известен еще в Восточной Сибири (Бурят-Монгольская АССР), где обитает на *Stellera chamaejasme* L.

В поясе высокогорных низкотравных типчаковых степей на высотах от 2500—2600 до 2800 м над ур. м. господствует типчак *Festuca sulcata* Hack. с обитающими на нем видами рода *Puccinia*, рассеянные подушки *Acantholimon Alberti* Rgl. с *Uromyces acantholimonis* Syd. и *Eremurus robustus* Kar. et Kir. с *Puccinia eremuri* Komarov. На влажных местах встречаются лисохвостово-разнотравные лужки, где произрастает *Alopecurus soongoricus* (Roshev.) V. Petrov с видами *Puccinia*, *Ustilago* и др.

Альпийский пояс простирается от 2600—2800 до 3200—3600 м над ур. м. Сведения о его флоре еще недостаточны, что

затрудняет говорить о верхнем пределе распространения растений. Новейшие исследования, проведенные В. Н. Павловым (1959), позволили ему сделать заключение, что на больших высотах флора довольно разнообразна. Все встреченные им растения — многолетники. Они относятся к 62 видам, 47 родам и 20 семействам, среди которых многие эндемики Западного Тянь-Шаня, а другие позволяют проследить географические связи с флорами южных (и других) областей Средней Азии и особенно Памироалая.

Микофлора альпийского пояса в Западном Тянь-Шане еще недостаточно изучена. Здесь, как и в этом поясе других хребтов, встречены *Cintractia caricis* (Pers.) Magnus, *Sphacelotheca bosniaca* (Beck) Maire и др. Последний гриб поражает соцветия и верхние листья *Polygonum bucharicum* Grig. Это растение, помимо Западного Тянь-Шаня, встречается в Западном Китае и Афганистане.

Головневые грибы, выявленные в данном флористическом районе, насчитывают 20 видов, из которых 4 (или 20%) послужили материалом для первоописания: *Ustilago ugamica* Golovin на *Aegilops triuncialis* L., *Sphacelotheca Titovii* Golovin на *Rheum Maximowiczii* A. Los., встреченные затем и в других местах Тянь-Шаня, а *Entyloma echinopsis* Schwarzman на *Echinops sphaerocephalus* L. и *Urocystis tianschanica* Golovin на *Hordeum bulbosum* L. пока обнаружены только здесь.

Аналогичные примеры имеются и в других группах грибов. Так, по сборам в Угамском хребте описаны *Synchytrium stipae* Golovin на *Stipa kirghisorum* Smirn., *S. tunicae* Golovin на *Tunica stricta* (Bge.) Fisch. et Mey., *Sphaerotheca macularis* Magnus f. *parietariae* Schwarzman на *Parietaria chersonensis* (Lang. et Szov.) Dörfler, *Erysiphe horridula* Léveillé f. *lindelofiae* Golovin на *Lindelofia macrostyla* (Bge.) M. Pop., f. *trichodesmae* Kuznetzova на *Trichodesma incanum* (Bge.) DC., *Uncinula celtidis* Schwarzman et Kuznetzova на *Celtis caucasica* Willd., *Leveillula taurica* Arnaud f. *trigonellae* Golovin на *Trigonella* sp., f. *calophacae* Golovin на *Calophaca tianschanica* (B. Fedtsch.) Boriss., *Microthyrium tunicae* Golovin на *Tunica stricta* (Bge.) Fisch. et Mey., *Fusicladiopsis haplophylli* Golovin на *Haplophullum latifolium* K. K., *Septoria ugamica* Golovin на *Agropyron Aucheri* Boiss., *S. fusispora* Golovin на *Roegneria ugamica* Nevski, *S. stipae* Golovin на *Lasiagrostis caragana* (Trin.) Trin. et Rupr., *S. tianschanica* Golovin на *Astragalus Skorniakowii* B. Fedtsch., *Ascochyta astragali* Golovin на *A. megalomerus* Rgl. и др.

По материалам микофлоры Каржантау описаны следующие виды грибов: *Leveillula taurica* Arnaud f. *onobrychidis* Golovin на *Onobrychis grandis* Lipsky, *O. horassanica* Bge., *Ovularia viridis* Golovin на *Chamaenerium angustifolium*

(Web.) A. Grossh., *Pycnorostrum ferulae* Golovin на *Ferula* sp. и др.

Грибы, собранные нами в Западном Тянь-Шане, еще полностью не обработаны. Некоторые образцы требуют дополнительной проверки, но нет сомнения в том, что они окажутся не менее интересным дополнением к микофлоре нашей страны.

Глава II

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР МИКОФЛОРЫ КАЗАХСТАНА

Ежегодно проводимые экспедиционные исследования в различных областях Казахстана расширяют наши знания о численности видов и о качественном составе микофлоры Республики. Если с 1883 по 1928 г. в Казахстане насчитывалось 246 видов и 26 форм грибов (Запрометов), а до 1939 г. было известно 1522 вида (Неводовский), то в настоящее время они составляют более 4000 видов. Из них к низшим грибам относятся 250 видов, а остальные — к высшим грибам. Среди последних сумчатых грибов — более 760, базидиальных — около 1350 и несовершенных — 1647 видов (Шварцман, 1960). Остановимся на особенностях отдельных систематических групп.

Низшие грибы

К л а с с А р х и м и ц е т о в — *Archimycetes*. Во время наших исследований эти грибы обнаруживаются в значительно меньшем количестве, чем виды других систематических групп. Они обычно являются паразитами водорослей или реже — сухопутных растений. Некоторые ведут сапрофитный образ жизни. Их учтено около 20 видов. Это будут главным образом виды родов *Synchytrium*, *Olpidium*, *Rhizophlyctis*, *Physocladia* и др. Среди них наряду с широко распространенными найдены редко встречающиеся виды. Они обитают на обычных для них видах питающих растений, или мы их находим на новых субстратах. Так, *Synchytrium aureum* Schroeter поражает многие двудольные растения. На видах *Thymus* он впервые был обнаружен в Швейцарии. В СССР его нашла Е. Н. Кошкелова (1950) на листьях, черешках и молодых стеблях *Thymus transcasicus* Klok. (Копетдаг). В Тянь-Шане он найден на различных органах *Thymus Dmitrievae* Gamajun. и *T. serphyl-*

lum L. Это первая находка гриба в Казахстане и вторая в СССР.

Из низших грибов, выделенных из различных почв Казахстана, заслуживает внимания *Rhizophlyctis rosea* (De Bary et Woronin) A. Fischer var. *nitrophila*, описанная Д. М. Новогрудским и З. Ф. Тепляковой (1949). На основании изучения биологических особенностей и цикла развития этого гриба они пришли к выводу о том, что он является экстраметрической, радиально-ризоидной, моноцентрической, эукарпной, иноперкулятной микохитридией, что подтверждает данные прежних авторов. Мнение А. Е. Йохансона (Johanson, 1944) о наличии в выводных папиллах зооспорангиев оперкулей ими не подтвердилось. Поэтому они высказали мысль о том, что нет оснований для переименования *Rhizophlyctis rosea* в *Karlingia rosea*. Эти организмы необходимо рассматривать как самостоятельные виды. Гриб, выделенный из почв Казахстана, отличается от диагноза типа, изолированного из американских почв и изученного Р. Станьером (Stanier, 1942), оптимальной температурой развития, пределами рН и отношением к нитратным и аммонийным солям как источникам азотистого питания, что послужило основанием для выделения его в новую разновидность.

В Казахстане до наших исследований не был известен гриб *Physotheria maculata* Wallroth, обитающий на листьях и стеблях видов частухи. Он обнаружен на *Alisma plantago-aquatica* L., *A. lanceolatum* Wither., *A. Loeselii* Goeski, произрастающих в различных областях Казахстана. Покоящиеся споры этого гриба скапливаются внутри клеток субстрата и их легко отличить от хламидоспор головневого гриба *Entyloma* по строению, окраске и размерам.

Что же касается некоторых других грибов, обнаруженных на эндемичных растениях Средней Азии и Казахстана, то их систематическое положение в пределах этой группы требует дополнительной проверки.

К л а с с Ф и к о м и ц е т ы — *Phycomycetes*. Состав фикомицетов в Казахстане более разнообразен. Их учтено около 230 видов, из которых на оомицеты приходится 150, а на зигомицеты — 80 видов. Среди них встречаются как паразиты, так и сапрофиты — организмы, обитающие в водной среде, а также перешедшие на сушу.

Из *Oomycetes* мы не будем останавливаться на видах порядков *Monoblepharidales*, *Ancylistales* и *Saprolegniales*, которые в наших условиях мало изучены, а коснемся грибов порядка *Peronosporales*. Последних учтено 118 видов, относящихся к семействам: *Pythiaceae* — 1, *Phytophthoraceae* — 2, *Cystoporaceae* — 4 и *Peronosporaceae* — 111 видов.

Как видно из приведенных данных, наибольшее количество

видов оказалось в сем. *Peronosporaceae*, которые распределяются между родами следующим образом: *Sclerospora* —1, *Plasmopara* —9, *Bremia* —1, *Pseudoperonospora* —4, *Peronospora* —96 видов.

Многие виды этого порядка обнаружены в Казахстане на растениях, на которых они раньше не значились. Достаточно привести один пример. *Cystopus candidus* Pers. паразитирует на многих видах семейства крестоцветных. В работе А. А. и П. А. Ячевских (1931) для него упоминается 100 видов питающих растений, относящихся к 40 родам. В Казахстане этот гриб зарегистрирован на 37 видах растений, относящихся к 21 роду. Из них виды 5 родов упоминаются впервые, так же как и 15 видов, относящихся к родам, на видах которых этот гриб раньше был известен. Здесь обнаружены и новые виды.

Зигомицеты в основном представлены широко распространенными видами, выделяющимися из почвы и развивающимися на семенах древесных и кустарниковых пород, а также различных сельскохозяйственных культур. Особый интерес представляет гриб *Coëmansia almaatensis* Schwarzman, который был выделен из черноземной почвы елового питомника, расположенного на высоте 1375 м над ур. м. в Заилийском Алатау Тянь-Шаня. Это первый случай нахождения видов *Coëmansia* в СССР. До настоящей находки было известно 13 видов, выделенных с различных субстратов в Северной и Южной Америке, Франции, Индии, на Цейлоне, в Западной Африке и т. п. Редкое нахождение их в природе затрудняет до настоящего времени решение вопроса о систематическом положении видов этого рода. Одни авторы (Thaxter, 1897; Linder, 1943; Bessey, 1950 и др.) помещают эти грибы среди муко-ровых, а другие (Lindau, 1910) — среди несовершенных грибов. Исходя из наличия в цикле развития у некоторых видов зигот, мы отнесли их к зигомицетам.

Высшие грибы

К л а с с А с к о м и ц е т ы — *Ascomycetes*. Сумчатые грибы в Казахстане весьма разнообразны. Их учтено более 760 видов. Остановимся на особенностях главнейших групп.

Из подкласса *Protoascomycetes* упомянем виды порядка *Exoascales*. Они распространены главным образом в умеренном поясе, но заходят и в северные широты — до границ распространения питающих растений. В южном полушарии их очень мало, а в тропических странах количество их незначительно. Эти грибы поражают ограниченный круг высших растений, относящихся к древним семействам. Встречаемость

грибов сем. *Exoascaceae* на папоротниковых подтверждает предположение ученых о древнем происхождении этих видов. Ископаемые экзоасковые до настоящего времени не найдены, что можно объяснить своеобразием их строения, а ныне живущие являются, по мнению А. А. Ячевского (1926), реликтами. В Казахстане, учитывая не совсем благоприятные условия для их развития, зарегистрировано 11 видов и две разновидности из 45 известных в СССР и 100 — в мире. Некоторые виды грибов обнаружены на растениях, на которых они раньше не были известны: *Taphrina aurea* Fr. на *Populus pilosa* Rehder, *P. talassica* Kom., *Taphrina betulae* (Fkl.) Johans. на *Betula tianschanica* Rupr., *Taphrina polyspora* Johans. на *Acer Semenovii* Rgl. и др.

Виды сем. *Protomycetaceae*, представляющие собой паразиты с эндофитным мицелием и вызывающие местные гипертрофии пораженных тканей, также зарегистрированы в Казахстане. Так, *Protomyces pachydermus* Thuemen на *Galatella macrosciadia* Gandeg., *Senecio integrifolius* (L.) Clairv. раньше здесь не были известны.

Большая часть сумчатых грибов, обнаруженных в Казахстане, относится к подклассу *Eu-Ascomycetes*. Среди представителей порядка *Plectoascales* оказались виды, как более примитивные (сем. *Gymnoascaceae*), так и высоко организованные (сем. *Terfeziaceae*), однако большее количество падает на сем. *Eu-Aspergillaceae*. Среди видов последних, выделенных из различных почв и других субстратов, оказались активные продуценты антибиотических веществ.

Грибы сем. *Erysiphaceae* порядка *Perisporiales* широко распространены на земном шаре, но распределены они неравномерно. Больше всего их в умеренном поясе. Центрами эндемичных форм считаются Северная и отчасти Южная Америка, Япония (с Дальним Востоком СССР) и Австралия. Эти грибы, подобно другим, жили и в прежние периоды земли, однако указания некоторых авторов на обнаружение их в ископаемом состоянии А. А. Ячевский (1927) считает маловероятным. Он предполагает, что мучнисто-росяные грибы еще не существовали, когда растительность земли состояла из папоротников и пальмовых. Они могли появиться лишь тогда, когда возникли более разнообразные растения, и климат принял континентальный характер, о чем свидетельствует разнообразный состав семейств, на видах которых в настоящее время обнаружены эти паразиты.

В принятом А. А. Ячевским (1927) разграничении сем. *Erysiphaceae* содержит 206 видов, из которых 108 встречаются в сумчатой стадии, а остальные имеют только конидиальные спороношения, относящихся к 9 сумчатым и 3 конидиальным родам. В Казахстане учтено 47 видов и 307 форм. Это состав-

ляет 43,5% от числа видов, известных в мире, и 88,6% — в СССР. Что касается форм, то процент их соответственно равен от учтенных в мире — 39,8% и в СССР — 71,9%. Наряду с широко распространенными было зарегистрировано 5 видов и 10 форм мучнисто-росяных грибов, редко встречающихся, известных в СССР только по находкам в Казахстане, а также 2 новых вида и 27 новых форм. Последние паразитируют на видах 31 рода, относящихся к 17 семействам (из 56, на которых в Казахстане были выявлены мучнисто-росяные грибы). На видах питающих растений, относящихся к 13 родам, до наших исследований мучнисто-росяные грибы не были известны не только в Казахстане и в других республиках СССР, но и в мире; на видах 16 родов питающих растений мучнисто-росяные грибы известны как в мире, так и в СССР. Они также зарегистрированы и в Казахстане, но помимо них здесь оказались формы родов грибов, отсутствующих в других местах и указывающихся нами впервые. На видах 3 родов питающих растений обнаружены мучнисто-росяные грибы, принадлежащие родам грибов, известным в других местах, но относящихся к совершенно другим видам. Из всех растений, на которых мучнисто-росяные грибы найдены в Казахстане, 563, или более 38%, упоминаются нами впервые (Флора споровых растений Казахстана, т. III, 1961).

Группа мучнисто-росяных грибов, по мнению А. А. Ячевского (1927, 1933), состоит из видов молодых, недавнего происхождения, не прочно сложившихся, со значительной амплитудой индивидуальных колебаний. Они находятся еще в периоде активной незаконченной эволюции, способны давать новые формы, заражающие не только обычные для них питающие растения, но и новые субстраты.

Грибы порядка *Sphaeriales* наиболее многочисленны в Казахстане. Виды сем. *Chaetomiaceae*, обнаруженные здесь, передавались для обработки К. С. Сергеевой. Из них представляет интерес *Chaetomium megalocarpum* Bainier, в видовой самостоятельности которого ученые сомневались. После тщательного изучения этого гриба и сравнения его с *Ch. globosum* Kze., с которым его отождествляли, К. С. Сергеева (1955) пришла к выводу о том, что целый ряд отличительных признаков, наблюдающихся у них, позволяет считать их самостоятельными видами.

Видами рода *Mycosphaerella* семейства *Mycosphaerellaceae* интересовался Г. С. Неводовский. Это — древняя группа грибов, виды которой известны как сапрофиты, реже — как паразиты различных органов хвощей, папоротников, хвойных, однодольных и двудольных растений. В Казахстане была собрана большая коллекция этих грибов, которую Г. С. Неводовский обрабатывал. Рукопись его работы, равно как и образцы гри-

бов, посмертно переданы в Ботанический институт АН СССР его дочерью. Некоторые образцы послужили материалом для описания новых видов (Неводовский, 1961).

Грибы семейства *Xylariaceae* и особенно рода *Xylaria* обычно встречаются в тропических странах. В Казахстане зарегистрированы виды родов *Poronia*, *Hypoxylon*, *Daldinia*, *Xylaria* и др. *Xylaria hypoxylon* (L.) Winter мы неоднократно находили на пнях дикой яблони (*Malus Sieversii* (Ledeb.) Roem.), произрастающей в Заилийском Алатау Тянь-Шаня. Если стоять на точке зрения М. Г. Попова (1938), который относит дикую яблоню к реликтовым представителям третичных мезофильных лесов, то нахождение на ней упомянутого гриба, с одной стороны, подтверждает правильность его вывода, а с другой — наводит на мысль о том, что сам гриб как древний прочный вид также является третичным реликтом.

Из грибов порядка *Hypocreales* найдены виды, относящиеся к различным семействам. Из видов сем. *Hypocreaceae* особое внимание было обращено на распространение *Epichloë typhina* (Pers.) Winter, *Claviceps purpurea* Tul. и др., развивающихся на многих злаках. Спорынья в Казахстане паразитирует на различных видах следующих родов злаков: *Diglyphis*, *Hierochloë*, *Phleum*, *Alopecurus*, *Phragmites*, *Dactylis*, *Poa*, *Leucopoa karatavica* (Bge.) V. Crecz., *Festuca*, *Bromus*, *Agropyron*, *Roegneria*, *Secale*, *Elymus*, *Aneurolepidium*, *Psathyrostachis*, *Stipa*, *Hordeum*, *Triticum*.

Виды *Cordyceps* до последнего времени не были найдены в Казахстане. Большинство их является паразитами насекомых или реже — подземных грибов рода *Elaphomyces* и др. Один из этих видов появился у нас в лабораторной культуре на мицелии гриба *Chaetomium*, развившемся на семенах ясеня, а другой — на упомянутых плодовых телах подземных грибов.

Всех пиреномицетов в условиях Казахстана учтено около 473 видов. Наряду с широко распространенными оказались редко встречающиеся и такие, которые послужили материалом для первоописания видов, а также родов: *Kurssanovia* Kravtzev, *Naumovella* Kravtzev и *Kravtzevia* Schwarzman. Диагнозы этих видов мы находим в работах Х. Рема, Фр. Петрака, М. К. Зилинга, К. Е. Мурашкинского, П. Н. Головина, А. Н. Черемисинова, Б. И. Кравцева, С. Р. Шварцман, М. А. Тартеновой и др.

Дискомицеты Казахстана изучены еще недостаточно. Собранный материал насчитывает примерно 175 видов. Не все они широко распространены. Из наиболее часто встречающихся групп назовем следующие.

Порядок *Phacidiales* представлен небольшим числом видов, среди которых виды *Phacidium* (*Ph. infestans* Karsten), *Rhytisma* (*Rh. salicinum* (Pers.) Rehm, *Rh. xylostei* Naumov)

весьма обычны. Нередко первый гриб из названных, появляясь в отдельные годы в массовом количестве, вызывает заболевание молодых сосен в условиях Северного Казахстана.

Выделенный нами род *Neo-Naumovia* Schwarzman с единственным видом *Neo-Naumovia tianschanica* Schwarzman (сем. *Stictidaceae*) паразитирует на хвое ели тяньшанской. Заболевание, вызванное этим грибом, проявляется в массовом покраснении хвои и последующем усыхании молодых елочек (Шварцман, 1956, 1959).

Порядок *Hysteriales* представлен сапрофитными (сем. *Acrospermaceae* и сем. *Hysteriaceae*) и паразитными (сем. *Hypodermataceae*) видами. Последние обитают на хвойных, однодольных и двудольных растениях. Это будут виды родов *Lophodermium*, *Lophodermellina*, *Lophodermina*, *Dermascia* и др.

Виды порядка *Dermatales* являются сапрофитами на различных растительных остатках. Несовершенные стадии некоторых видов ведут паразитный образ жизни. Специальные исследования коснулись гриба *Phaeangium kazachstanicum* (Schwarzman) N. Naumov, развивающегося на коре ветвей и стволов, а несовершенные его стадии — на хвое, ветвях и шишках сосны обыкновенной в условиях Северного Казахстана. Это первый случай нахождения в СССР гриба сем. *Cenangiaceae* с окрашенными спорами. В Европейской части СССР и в Западной Европе его замещает гриб *Cenangium abietis* Rehm, характеризующийся бесцветными спорами (Шварцман, 1946, 1951, 1955).

Наиболее многочисленны и разнообразны виды родов порядка *Pezizales* (сем. *Ascobolaceae*, *Helotiaceae*, *Mollisiaceae*, *Pezizaceae*). Из названных семейств *Pezizaceae* представлено видами родов *Acetabula*, *Georhxis*, *Sepultaria*, *Otidea*, *Hutaria*, *Chlorosplenium*, *Sarcoscypha*, *Lachnea* и др.

Не менее интересен состав грибов порядка *Helvellales*. Из сем. *Geoglosaceae*, виды которого обитают главным образом в тропических и субтропических странах, обнаружены виды родов *Spathularia*, *Mitrula* и *Geoglossum*, а из сем. *Helvellaceae* — виды родов *Verpa*, *Helvella*, *Morchella*, *Gyromitra* и др., распространенные значительно шире.

Из порядка *Tuberales* найден один гриб. По строению плодового тела и наличию связи его с внешней средой гриб должен быть отнесен к сем. *Eu-Tuberaceae*, а по виду и размерам спор — к сем. *Balsamiaceae*. Дальнейшие исследования позволят уточнить его видовую принадлежность.

К л а с с Б а з и д и о м и ц е т ы — *Basidiomycetes*. Базидиальные грибы Казахстана следует считать наиболее изученными. Их учтено в настоящее время более 1300 видов, распределяющихся между подклассами *Holobasidiomycetes*

всего 94 вида (сем. *Ustilaginaceae*); *Tilletia* — 16, *Entyloma* — 25, *Melanotaenium* — 1, *Schroeteria* — 1, *Urocystis* — 26, *Doassansia* — 2, всего 71 вид (сем. *Tilletiaceae*).

К видам, упомянутым нами (Шварцман, 1960), добавились *Ustilago perennans* Rostr. на *Arrhenatherum elatius* (L.) M. et K., *U. carnea* Liro на *Polygonum convolvulus* L., *Urocystis* sp. на *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bge., *Sphacelotheca Schweinfurtiana* (Thümen) Sacc. на *Imperata cylindrica* (L.) P. B., *Sorosporium silenes-inflatae* (De Zigno) Ciferri на *Silene Alexandrae* Keller. Обнаружение последних двух видов подтвердило предположение (Флора споровых растений Казахстана, т. II, стр. 180 и 219) о возможном их нахождении.

Установлено, что виды различных родов головневых грибов могут поражать только одни или многие органы, но разных растений, на которых они вызывают аналогичные или совершенно отличимые симптомы. Так, например, паразитируют на листьях виды следующих родов: *Ustilago poarum* Mc Alp., *Thecaphora Schwarzmaniana* Byzova, *Tolyposporella Semenoviana* Lavrov, *Tilletia olida* (Riess) Winter, *Urocystis hierochloae* Murashk., *Doassansia alismatis* (Nees) Cornu и др.; приурочен к черешкам — *Urocystis Murashkinskyi* (Ciferri) Zundel, к стеблям — *Ustilago Sumnevicziana* Lavrov, *U. agrestis* Syd., *U. hypodytes* (Schlechtendal) Fr., *Urocystis occulta* (Wallr.) Rabenh., к соцветиям — *Ustilago avenae* (Pers.) Jensen, *Sphacelotheca panici-miliacei* (Pers.) Bubák., *Sorosporium saharianum* Trotter, к цветам — *Sorosporium purpureum* (Hazsl.) Liro, к луковицам — *Ustilago ceparum* Glowacki, к луковичкам — *Sphacelotheca ustilaginea* (DC.) Ito; многие виды разрушают завязи — *Ustilago neglecta* Niessl, *U. Cordai* Liro, *Cintractia Uljanishchevianum* Schwarzman, *Sorosporium consanguineum* Ellis et Everhart, *Tolyposporium bullatum* Schroeter, *Tilletia Kuznetzoviana* Schwarzman, *T. transiliensis* Kuznetzova et Schwarzman, или бобы — *Thecaphora trigonellae* Schwarzman, или колосья — *Ustilago tuberculata* Golovin, *U. tritici* (Pers.) Jensen, или семена — *Schroeteria delastrina* (Tulasne) Winter, тычинки — *Ginanniella primulae* (Rostrup) Ciferri, коробочки — *Urocystis Nevodovskyi* Schwarzman. Поражают различные органы — соцветия, верхние листья и подземные части стебля — *Sphacelotheca bosniaca* (Beck) Maire, или тычинки, завязи, цветоножки и чешуйки — *Sphacelotheca cruenta* (Kühn) Potter и т. д.

В зависимости от симптомов поражения Т. Савулеску (1957) предложил сгруппировать головневые грибы в девять секций: *Mycosarcoma*, *Crustosae*, *Striaeformis*, *Ovariicolae*, *Inflorescentiales*, *Verrucosae*, *Retikulatae*, *Antheriphilae*, *Seminales*.

Если до 1952 г. по материалам головневых грибов Казах-

(*Autobasidiomycetes*)—757 и *Phragmobasidiomycetes* (*Protobasidiomycetes*)—597 видов.

Из подкласса *Phragmobasidiomycetes* порядки *Tremellales*, *Auriculariales* представлены здесь небольшим числом видов, большая часть которых является сапрофитами, обитающими на древесных остатках, и только немногие ведут паразитный образ жизни на различных растениях. Из последних упомянем гриб из рода *Eocronartium* (*Auriculariales*). Этот род с единственным видом *E. typhuloides* (Peck) Atkinson, паразитирующим на мхах, был описан по сборам из Северной Америки и затем обнаружен В. Г. Траншелем в СССР на *Pylaizia polyantha* и А. Пилатом (Pilat, 1957, 1958) в Карпатах и др. С. Киллерман (Killermann, 1928) относит его к сомнительным родам, но тем не менее присоединяет к нему гриб *E. muscicola* (Pers.) Fitzpat., найденный в Англии и отнесенный ранее к роду *Typhula* (*Clavariaceae*). В Казахстане гриб, отнесенный нами к этому роду, обнаружен не на мхах, а в колосках болотницы одночешуйной—*Heleoharis euuniglumis* Zinserl., произрастающей по сырым, солонцеватым лугам, солончакам и по берегам рек и ключей. Он находится в разной стадии зрелости, что позволит изучить историю его развития и высказать наши суждения о положении этого рода в системе грибов, а также решить вопрос о его видовой принадлежности.

Относящиеся к этому подклассу порядки головневых и ржавчинных грибов изучены наиболее полно, и на них мы остановимся несколько подробнее.

Порядок *Ustilaginales* насчитывает в мире около 1200 видов, относящихся к 40 родам, распределяющимся между тремя семействами: *Ustilaginaceae*—21 род, *Tilletiaceae*—17 родов и *Graphiolaceae*—2 рода. Состав родов дан в схемах 1 и 2. Головневые грибы распространены повсеместно, где паразитируют в репродуктивных и вегетативных органах различных растений, принадлежащих 88 семействам, виды которых произрастают как в северных, так и в южных широтах. Качественный и количественный состав их варьирует в разных странах (табл. 7), что зависит от естественно-исторических условий, особенностей состава питающих растений, степени изученности микофлоры и т. п.

В настоящее время в Казахстане зарегистрировано 165 видов головневых грибов, что составляет 13,7% от учтенных в мире и 50,1% от выявленных в СССР. Они относятся к 17 родам. Это составит 42,5% от родов, известных в мире, и 76,8%, обнаруженных в СССР. По семействам и родам грибов они распределяются следующим образом: *Ustilago*—57, *Tranzscheliella*—1, *Cintractia*—7, *Cintractiomyxa*—1, *Sphacelotheca*—13, *Melanopsichium*—1, *Schizonella*—1, *Sorosporium*—7, *Thecaphora*—4, *Tolyposporium*—1, *Tolyposporella*—1,

СОСТАВ РОДОВ СЕМ. TILLETIACEAE

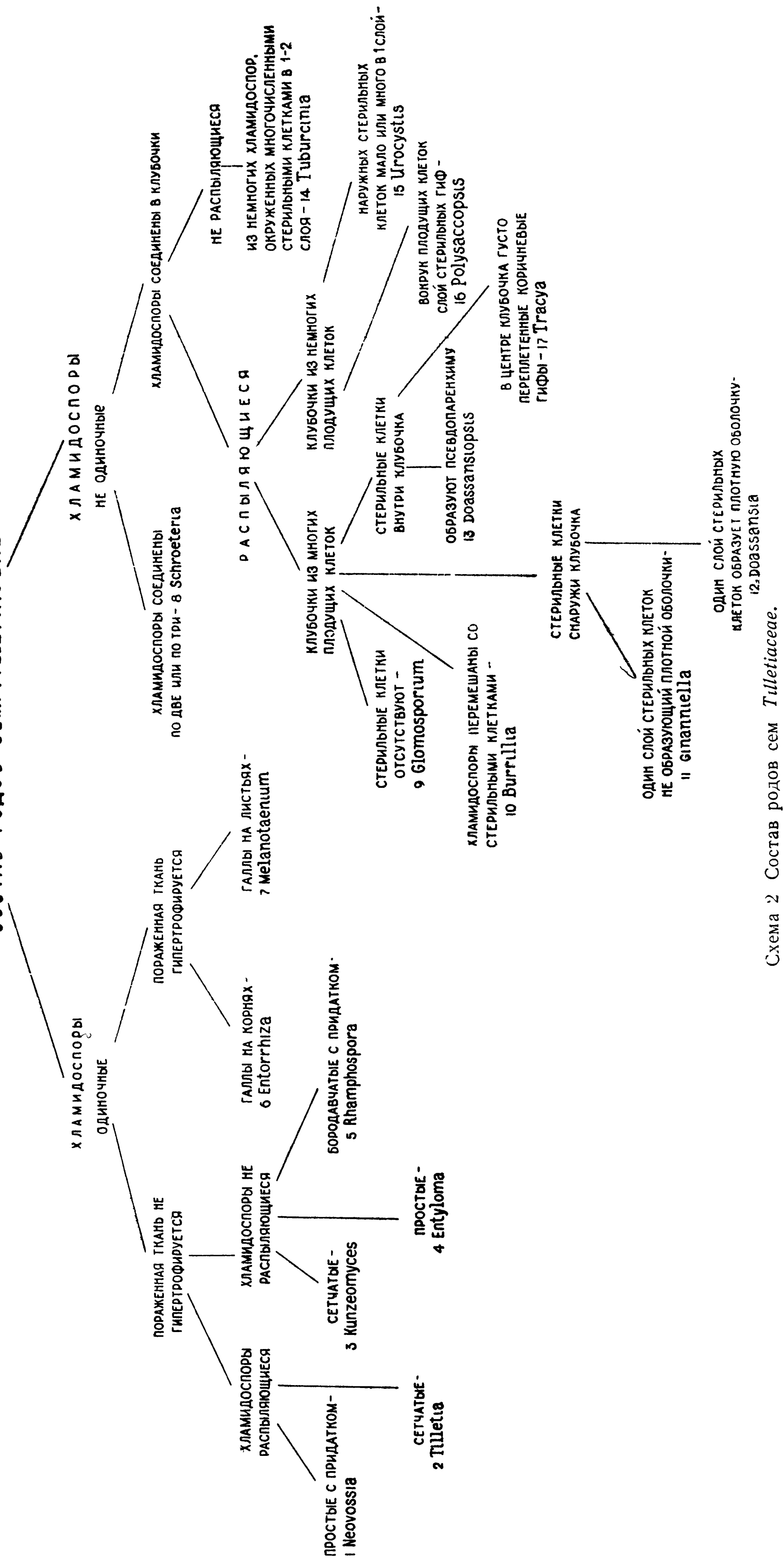


Схема 2 Состав родов сем *Tilletiaceae*.

СОСТАВ РОДОВ СЕМ. USTILAGINACEAE

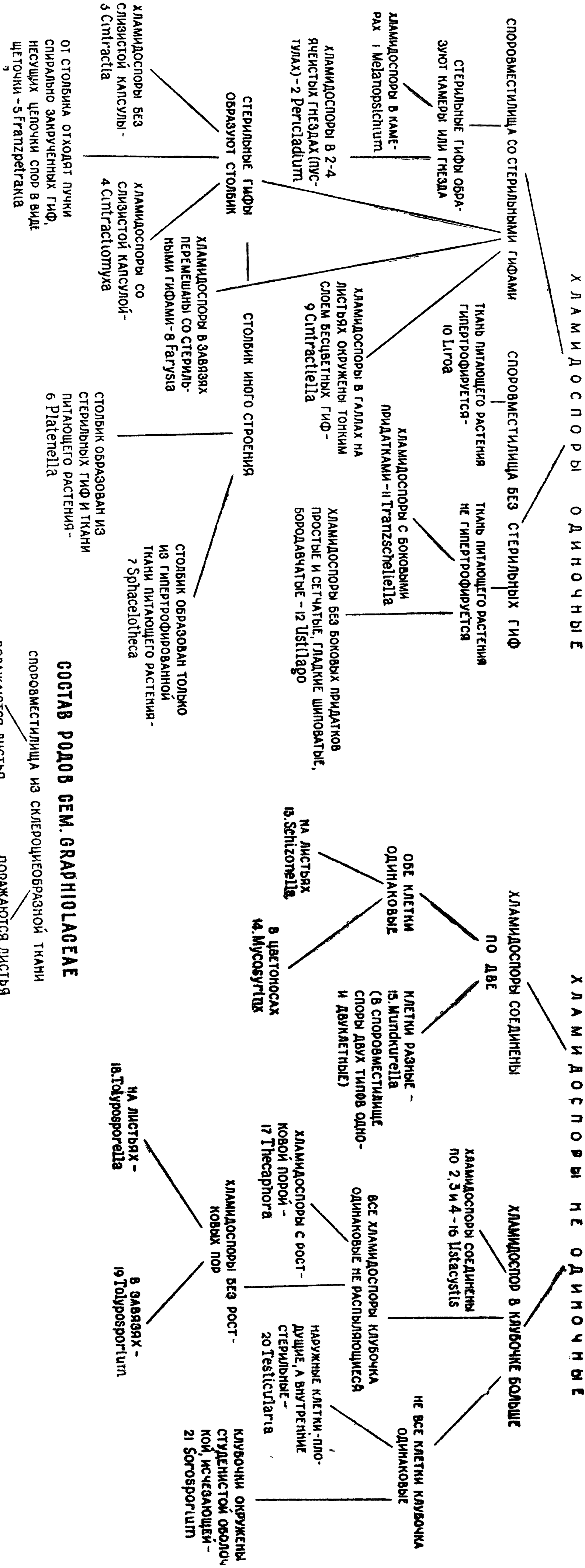


Схема 1. Состав родов сем. *Ustilaginaceae* и *Graphiolaceae*.

всего 94 вида (сем. *Ustilaginaceae*); *Tilletia* — 16, *Entyloma* — 25, *Melanotaenium* — 1, *Schroeteria* — 1, *Urocystis* — 26, *Doassansia* — 2, всего 71 вид (сем. *Tilletiaceae*).

К видам, упомянутым нами (Шварцман, 1960), добавились *Ustilago perennans* Rostr. на *Arrhenatherum elatius* (L.) M. et K., *U. carnea* Liro на *Polygonum convolvulus* L., *Urocystis* sp. на *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bge., *Sphacelotheca Schweinfurtiana* (Thümen) Sacc. на *Imperata cylindrica* (L.) P. B., *Sorosporium silenae-inflatae* (De Zigno) Ciferri на *Silene Alexandrae* Keller. Обнаружение последних двух видов подтвердило предположение (Флора споровых растений Казахстана, т. II, стр. 180 и 219) о возможном их нахождении.

Установлено, что виды различных родов головневых грибов могут поражать только одни или многие органы, но разных растений, на которых они вызывают аналогичные или совершенно отличимые симптомы. Так, например, паразитируют на листьях виды следующих родов: *Ustilago poarum* Mc Alp., *Thecaphora Schwarzmaniana* Byzova, *Tolyposporella Semenoviana* Lavrov, *Tilletia olida* (Riess) Winter, *Urocystis hierochloae* Murashk., *Doassansia alismatis* (Nees) Cornu и др.; приурочен к черешкам — *Urocystis Murashkinskyi* (Ciferri) Zundel, к стеблям — *Ustilago Sumnevicziana* Lavrov, *U. agrestis* Syd., *U. hypodytes* (Schlechtendal) Fr., *Urocystis occulta* (Wallr.) Rabenh., к соцветиям — *Ustilago avenae* (Pers.) Jensen, *Sphacelotheca panici-miliacei* (Pers.) Bubák., *Sorosporium saharianum* Trotter, к цветам — *Sorosporium purpureum* (Hazsl.) Liro, к луковицам — *Ustilago ceparum* Glowacki, к луковичкам — *Sphacelotheca ustilaginea* (DC.) Ito; многие виды разрушают завязи — *Ustilago neglecta* Niessl, *U. Cordai* Liro, *Cintractia Uljanishchevianum* Schwarzman, *Sorosporium consanguineum* Ellis et Everhart, *Tolyposporium bullatum* Schroeter, *Tilletia Kuznetzoviana* Schwarzman, *T. transiliensis* Kuznetzova et Schwarzman, или бобы — *Thecaphora trigonellae* Schwarzman, или колосья — *Ustilago tuberculata* Golovin, *U. tritici* (Pers.) Jensen, или семена — *Schroeteria delastrina* (Tulasne) Winter, тычинки — *Ginanniella primulae* (Rostrup) Ciferri, коробочки — *Urocystis Nevodovskyi* Schwarzman. Поражают различные органы — соцветия, верхние листья и подземные части стебля — *Sphacelotheca bosniaca* (Beck) Maire, или тычинки, завязи, цветоножки и чешуйки — *Sphacelotheca cruenta* (Kühn) Potter и т. д.

В зависимости от симптомов поражения Т. Савулеску (1957) предложил сгруппировать головневые грибы в девять секций: *Mycosarcoma*, *Crustosae*, *Striaeformis*, *Ovariicolae*, *Inflorescentiales*, *Verrucosae*, *Retikulatae*, *Antheriphilae*, *Seminales*.

Если до 1952 г. по материалам головневых грибов Казах-

стана было описано 12 новых видов (Лавровым —5, Головиным —5, Гутнер и Сергеевой —1, Мурашкинским —1), то в результате наших исследований дополнительно описано 17 новых видов и одна разновидность (Бызовой —1, Кузнецовой —1, Шварцман —12 и 1 разновидность, Кузнецовой и Шварцман —3). По родам грибов они распределяются следующим образом.

Сем. *Ustilaginaceae*

Ustilago custanaica Lavrov на *Poa pratensis* L.

U. Sumnevicziana Lavrov на *Atropis distans* (L.) Grisb.

U. ugamica Golovin на *Aegilops triuncialis* L.

U. kazachstanica Gutner et Sergeeva на *Elymus angustus* Trin.

U. lepyrodictidis Schwarzman на *Lepyrodictis stellarioides* Schrenk.

Cintractia Uljanishchevianum Schwarzman на *Holoschoenus vulgaris* Link.

Cintractiomyxa caricis Golovin на *Carex pachystylis* Gay.

Sphacelotheca Titovii Golovin на *Rheum Maximoviczii* A. Los.

Thecaphora Schwarzmaniana Byzova на *Rheum cordatum* A. Los.

Th. trigonellae Schwarzman на *Trigonella arcuata* C. A. M., *T. cancellata* Desf.

Tolyposporella Semenoviana Lavrov на *Polypogon maritimus* Willd.

Сем *Tilletiaceae*

Tilletia echinochloae Lavrov f. *foliicola* Schwarzman на *Echinochloa crus galli* (L.) Roem. et Schult.

T. Goloskokovii Schwarzman на *Apera interrupta* (L.) P. B.

T. prostrata Lavrov на *Eremopyrum triticeum* (Gaertn.) Nevski.

T. Kuznetzoviana Schwarzman на *Phleum phleoides* (L.) Simk.

T. transiliensis Kuznetzova et Schwarzman на *Poa nemoralis* L.

Entyloma Korshinskii Lavrov на *Hordeum distichon* L. var. *nutans* Schuebl.

E. eremuri Schwarzman на *Eremurus tianschanicus* Pazij et Vved.

E. parietariae Kuznetzova et Schwarzman на *Parietaria micrantha* Ldb., *P. serbica* Panc.

E. geranii Kuznetzova et Schwarzman на *Geranium albiflorum* Ldb., *G. collinum* Steph., *G. transversale* Kar. et Kir.

E. primulae Murashk. на *Primula nivalis* Pall.

E. garhadioli Golovin на *Garhadiolus papposus* Boiss.

E. echinopsis Schwarzman на *Echinops sphaerocephalus* L.

E. acanthocephali Kuznetzova на *Acanthocephalus Benthawianus* Rgl.

E. Pavlovii Schwarzman на *Heteracia Szovitsii* Fisch. et Mey.

E. kazachstanica Schwarzman на *Tragopogon rubrum* S. G. Gmel.

E. Lavrovianum Schwarzman на *Heteracium Ganeschinii* Zahn., *H. Korshinskyi* Zahn.

Melanotaeniun Byzovae Schwarzman на *Galium tenuissimum* M. B.

Urocystis tianschanica Golovin на *Hordeum bulbosum* L.

U. Nevodovskyi Schwarzman на *Ixiolirion tataricum* (Pall.) Roem. et Schult.

Нет сомнения в том, что при дальнейших исследованиях будут найдены как новые виды, так и известные ранее, пока не встреченные, но обнаружение которых возможно в связи с произрастанием в Казахстане питающих растений и обитания грибов в сопредельных с ним областях. Мы предполагаем, что общая численность видов головневых грибов достигнет 200—210. Среди зарегистрированных видов оказались как широко распространенные, так и редко встречающиеся, известные в СССР главным образом по находкам в Казахстане. Из 10 видов головневых грибов, отмеченных впервые для СССР (Шварцман, 1960, стр. 27), один (*Ustilago bromi-erecti* Ciferri) упоминается и О. Н. Комирной (1959) для Юго-Востока, а остальные 9 известны в следующих странах:

Ustilago bulgarica Bubák — в Болгарии;

U. separum Glowacki — в Югославии;

Sorosporium consanguineum Ellis et Everhart — в Сирии, Марокко, Австралии, Северной Америке;

Tilletia Menieri Hariot et Pat. — в Чехословакии, Финляндии, Англии, Японии;

Entyloma sparganii (Lagerheim) Lagerheim — в Испании, Франции;

Urocystis melicae (Lagerheim et Liro) Zundel — в Норвегии, Франции;

U. Lagerheimii Bubák var. *obscura* (Liro) Zundel — в Финляндии;

U. eranthidis (Passerini) Zundel — в ГДР, ФРГ, Италии;

U. irregularis (Winter) Savul. — в Швеции, Норвегии, Финляндии, Швейцарии, Австрии, ГДР, ФРГ, Италии, Франции, Голландии, Румынии, Японии, Северной Америке.

Общее количество видов питающих растений, на которых в настоящее время обнаружены головневые грибы в Казахстане, составляет 198. Они распределяются между 91 родом и 22 се-

мействами. Среди них оказались виды, насчитывающие 48,7%, на которых головневые грибы раньше не были показаны. Если исходить из того, что флора цветковых растений Казахстана насчитывает 5000 (Павлов, 1947) или 6000 (Рубцов, 1952) видов, а головневые грибы обнаружены на 198 видах, то можно сделать вывод о том, что поражаемость растений этими грибами сравнительно невелика, так как составляет 4—3,3%.

Головневые грибы поражают растения, относящиеся к различным жизненным формам (деревья, кустарники, лианы, травы), имеющим разную продолжительность жизни (однолетники, двулетники, многолетники, эфемеры, эфемероиды). В Казахстане 75% видов, на которых паразитируют головневые грибы, являются многолетниками, 23,7% — однолетниками, 0,9% — двулетниками и 1,4% — эфемерами. Распределение числа видов питающих растений по семействам видно из цифровых данных таблицы 3. Наибольшее количество их приходится на злаки, осоковые, лютиковые, гречишные и сложноцветные.

Выявлена определенная приуроченность головневых грибов к сырьевым группам растений. Больше всего поражаются кормовые, пищевые, декоративные, сорные, лекарственные, ядовитые, технические, бумажные и витаминоносные растения, что видно из данных таблицы 3.

Вопрос о времени появления головневых грибов до сих пор окончательно не решен, так как отсутствуют какие-либо сведения о существовании их в прошлые геологические периоды (Наумов, 1955). Т. Савулеску (Savulescu, 1957), исходя из анализа двух известных ископаемых представителей *Ustilaginales* (типа *Tilletia* и *Urocystis*), считает их более молодой группой, чем *Uredinales*, найденных в палеозое. Д. В. О. Савил (Savile, 1955) высказывает мысль о том, что *Ustilaginales* возникли в меловом периоде; наибольшее развитие они получили в третичном и продолжают развитие в четвертичном периоде.

Что же касается филогенеза *Ustilaginales*, то Л. И. Курсанов (1940) стоит на той точке зрения, что головневые грибы следует выводить из *Auriculariales* как специализированную паразитическую ветвь. Паразитный образ жизни обусловил утрату плодовых тел, имеющих у представителей *Auriculariales*. По своему развитию базидия головневых грибов представляет типичную эпибазидию, развивающуюся как вырост гипобазидии (головневой споры). У видов сем. *Ustilaginaceae* базидия сохранила поперечные перегородки, столь характерные для эпибазидии *Auriculariales*, а у видов сем. *Tilletiaceae* эти перегородки отсутствуют; возможно, они вторично утрачены. Этому мнению придерживаются многие микологи (Savulescu, Savile и др.).

Количество видов, пораженных головневыми грибами, зарегистрированные

Семейства питающих растений	Количество		Жизненные формы				Сырьевые группы						
	родов	видов	однолетники	двулетники	многолетники	эфемеры	кормовые	пищевые	витаминоносные	крахмалоносные	жиромасличные	сахароносные	медоносные
<i>Sparganiaceae</i>	1	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Alismataceae</i>	2	2	—	—	2	—	—	2	—	1	—	—	—
<i>Gramineae</i>	40	92	34	—	58	—	83	21	5	4	—	1	—
<i>Cyperaceae</i>	3	26	—	—	26	—	25	—	—	—	—	—	—
<i>Juncaceae</i>	1	1	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—
<i>Liliaceae</i>	4	6	—	—	6	1	—	2	2	—	—	—	1
<i>Amaryllidaceae</i>	1	1	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Urticaceae</i>	1	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Polygonaceae</i>	2	12	4	—	8	—	8	4	2	1	—	—	3
<i>Caryophyllaceae</i>	5	6	1	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ranunculaceae</i>	9	20	1	—	19	—	6	—	—	—	1	—	—
<i>Berberidaceae</i>	1	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Papaveraceae</i>	1	2	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Leguminosae</i>	3	5	—	—	5	—	4	—	—	—	—	—	—
<i>Geraniaceae</i>	1	3	—	—	3	—	1	—	—	—	—	—	—
<i>Umbelliferae</i>	1	2	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Primulaceae</i>	1	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Boraginaceae</i>	1	1	—	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—
<i>Scrophulariaceae</i>	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Plantaginaceae</i>	1	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rubiaceae</i>	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Compositae</i>	10	11	2	1	7	1	2	1	—	—	—	—	—
Всего	91	198	47	2	149	3	131	30	9	6	1	1	4

Таблица 3

растений

[illegible]

Предположение микологов о том, что представители порядка *Ustilaginales* произошли от *Auriculariales*, причем первыми возникли грибы сем. *Ustilaginaceae*, а от последних произошли грибы сем. *Tilletiaceae*, кажется нам недостаточно обоснованным, исходя из следующих соображений. В настоящее время оспаривается представление О. Брефельда (Brefeld, 1872—1912) об эволюции базидиальных грибов, по которому *Protobasidiomycetes* (*Phragmobasidiomycetes*) рассматривались как примитивная группа, от которой произошла более высоко организованная *Autobasidiomycetes* (*Holobasidiomycetes*). Исходя из сходства развития базидии и сумки, их необходимо выводить из одного корня. В таком случае неразделенная холобазидия ближе стоит к зародышевому спорангию, развившемуся из прорастающей зиготы низших грибов, или связанной с ним сумкой первичносумчатых. Разница здесь будет в том, что эндогенное развитие спор зародышевого спорангия изменено на экзогенное развитие. Исходя из этого, разделенная фрагмобазидия должна рассматриваться как более уклонившаяся, берущая начало от низших холобазидиальных (Курсанов, 1940). Если это так, то как возможно выводить представителей сем. *Tilletiaceae* из сем. *Ustilaginaceae*. Изложенный в настоящем обзоре фактический материал свидетельствует о том, что грибы сем. *Tilletiaceae* возникли первыми, а затем уже сем. *Ustilaginaceae*. Если учесть, что сложное строение базидий, имеющее место у головневых грибов, известно не только у *Auriculariales*, от которых их выводят, но и у *Dacryomycetales*, *Tremellales*, то более вероятным будет предположить, что *Ustilaginales* и *Auriculariales* имели общее происхождение от каких-то первичных стихобазидиальных. Одни из них (*Auriculariales*) эволюционировали в сторону развития плодовых тел, а другие (*Ustilaginales*) — паразитного образа жизни.

Б. К. Флеров (1926) считает, что сказать что-либо определенное о филогении головневых грибов и точно установить их систематическое положение достаточно трудно. Основываясь на цитологических данных, он приходит к выводу, что головневые грибы ближе всего стоят к ржавчинным, но резко отличаются от них по целому ряду признаков. Вернее всего, по его мнению, мысль Э. Янхена (Janchen, 1923), что это особая группа, которая очень рано отделилась от общего исходного корня всех грибов и затем эволюционировала своим путем.

Если критерием разграничения семейств в пределах порядка *Ustilaginales* служит один признак — способ прорастания головневой споры — хламидоспоры (холобазидией — сем. *Tilletiaceae*, или фрагмобазидией — сем. *Ustilaginaceae*, а в сем. *Graphiolaceae* — склероциеобразное строение споровместилища), то при выделении родов обращается внимание на

комплекс признаков. Как видно из составленных нами схем 1 и 2, наряду с признаками, характерными для грибов, учитывается также воздействие паразита на органы питающего растения и ответная реакция последнего. Прав Н. А. Наумов (1950), который, касаясь понятия рода у грибов, пишет: «Род должен характеризоваться вполне определенным сочетанием признаков, присущих семейству, с известными ограничениями, зависящими от природы входящих в состав его видов» (стр. 218).

Что же касается понятия вида у грибов, и у головневых в частности, то оно не отличается от такового у других организмов (Ячевский, 1927; Зингер, 1939, 1940; Васильевский и Каракулин, 1937, 1950; Каракулин, 1939, 1941; Красильников, 1947, 1949; Курсанов, 1945; Шапошников, 1944; Наумов, 1950; Комаров, 1944; Кудрявцев, 1950, 1951, 1954; Хохряков, 1951, 1953, 1955; Романкова, 1956; Купревич, 1949, 1950; Головин, 1958; Литвинов, 1958; Васильков, 1958; Гутнер, 1941; Ciferri, 1932, Savile, 1955 и многие другие).

Л. С. Гутнер (1941), останавливаясь на вопросе о структуре вида у головневых грибов, отмечает их строгую приуроченность к поражению определенных растений, большей частью в пределах одного рода, реже семейства, а иногда и одного вида питающего растения. В отдельных случаях специализация их ограничивается определенными сортами или линиями культурных растений, что свидетельствует о появлении биологических рас или биотипов.

О существовании рас у головневых грибов впервые упомянул Х. Книп (Knip, 1919). Затем наличие их подтвердилось исследованиями различных авторов на примере многих головневых грибов (Zillig, 1921; Liro, 1924; Bubák, 1916; Маркова, 1927; Reed, 1924—1932; Rodenhiser, 1928—1929; Sampson, 1929; Faris, 1924; Stakman и Christensen, 1926; Gaines, 1928; Holton, 1931, 1954; Bressman, 1931; Bever, 1953; Bönig, 1953; Gray, 1958; Salvat, 1954; Tapke, 1955; Гешеле, 1927; Флеров, 1923 и др.).

Наряду с биологическими расами, отличающимися по специализации к питающему растению, у головневых грибов известны физиологические расы, различающиеся по культуральным признакам, локализации поражения, содержанию триметиламина, копуляции базидиоспор, географическому распространению и т. п.

Л. И. Курсанов (1940) отмечает, что эти мелкие систематические единицы, кроме теоретического интереса, имеют большое практическое значение. Их можно рассматривать как нарождающиеся новые виды. По мнению Э. Стекмана (Stakman, 1926—1927, 1930), они возникают сразу скачками в результате гибридизации или мутации, что подтвердилось эксперимен-

тально. М. В. Горленко (1959) по этому поводу писал: «Новые физиологические расы у микроорганизмов могут образовываться тремя путями: при помощи гибридизации у тех видов, у которых известен половой процесс, и посредством адаптации (приспособления) паразита к новым сортам. Возможно также образование мутаций, представляющих собой резкое уклонение или новообразование признаков под влиянием изменения условий жизни или воздействия сильно действующих факторов» (стр. 127).

Так, Ц. С. Холтон (Holton, 1954) установил, что у головневых грибов, паразитирующих на сорго, овсе, ячмене и пшенице, в результате гибридизации происходит не только передача признаков, имеющих у родителей, но и изменение их. Отмечены также признаки, не зарегистрированные у родителей. Природа наследования тех или иных признаков имеет значение в изменчивости видов.

Э. Л. Кендриком (Kendrick, 1961) разработана новая система классификации рас головневых грибов, развивающихся на озимой пшенице, что облегчает проведение оценки нового селекционного материала на устойчивость.

Х. Робин (Robin, 1961) отмечает, что в результате облучения конидий штаммов *Ustilago maydis* УФ-лучами были получены мутанты с повышенными требованиями к питанию. Дальнейшие генетические исследования проводились на основе скрещивания мутантов.

Подобные примеры можно было бы увеличить, но и они вполне подтверждают мысль, высказанную А. А. Ячевским (1927), что головневые грибы, хотя и отнесены к древним видам, но они вновь расшатаны в своих специфических признаках и в данное время неустойчивы.

Таким образом, мы видим, что проявляется вид у головневых грибов в различных вариациях, рассматриваемых как разновидности или расы, формы, образовавшиеся исторически в результате расщепления вида, выжившие и приспособившиеся к определенным условиям существования. Они входят в состав вида как части целого и в то же время служат ступенью к зарождению нового вида.

Автор разделяет мнение микологов, которые при установлении критерия вида у головневых грибов учитывают комплекс признаков (анатомо-морфологические, биологические, физиологические, отношение к питающему растению, географическое распространение и т. п.), среди которых признак приуроченности вида к питающему растению имеет зачастую решающее значение.

П о р я д о к *Uredinales* объединяет облигатных паразитов папоротниковых, хвойных и особенно покрытосеменных растений. В мире их известно 128 родов и 4600 видов, из кото-

рых в СССР зарегистрировано около 50 родов и свыше 1000 видов (Купrevич и Траншель, 1957), а в Казахстане — 20 родов (из них два несовершенных: *Aecidium* — 27, *Caecoma* — 1) и более 400 видов, распределяющихся по родам и семействам следующим образом: *Hyalopsora* — 1, *Cronartium* — 1, *Thekopsora* — 2, *Melampsorella* — 1, *Pucciniastrum* — 1, *Melampsoridium* — 1, *Chrysomyxa* — 2, *Coleosporium* — 5, *Melampsora* — 9 (*Melampsoraceae*), *Gymnoconia* — 1, *Trachyspora* — 1, *Gymnosporangium* — 9, *Tranzschelia* — 3, *Xenodochus* — 1, *Phragmidium* — 13, *Triphragmium* — 3, *Uromyces* — 75, *Puccinia* — 271 (*Pucciniaceae*). Как видно из приведенных цифровых данных, наибольшее количество ржавчинных грибов Казахстана относится к сем. *Pucciniaceae* и значительно меньше — к сем. *Melampsoraceae*. Виды последнего считаются наиболее древними из ржавчинных грибов, вероятно, появившихся в конце мелового периода (Траншель, 1939). Они эволюционировали параллельно с эволюцией питающих растений. Материалы, касающиеся ржавчинных грибов Казахстана, вошли в первый том «Флоры споровых растений», составленный Г. С. Неводовским по состоянию исследований на 1940 г., и пополнены С. Р. Шварцман материалами, собранными дополнительно в течение 1941—1950 гг. Наряду с широко распространенными видами найдены редко встречающиеся, известные в СССР только по находкам в Казахстане, а также описанные по материалам, собранным здесь. В настоящее время продолжают обнаруживаться и новые виды, что свидетельствует о том, что эта группа грибов в Казахстане еще полностью не изучена. Можно предположить, что общее количество видов, после обработки дополнительных сборов, достигнет более 500. Многие, хотя и обычные, виды зарегистрированы в Казахстане на растениях, на которых они раньше не были показаны.

Виды грибов, относящиеся к подклассу *Holobasidiomycetes*, распределяются между порядками следующим образом: *Aphyllorphorales* — 271, *Agaricales* — 386, *Gasterales* — 100. Мы убеждены в том, что дальнейшие наши исследования, особенно в районах, где микологи еще не были, расширят наши знания об этих интересных группах грибов. Остановимся на некоторых особенностях каждого из названных порядков.

Порядок *Aphyllorphorales*. Грибы этого порядка живут в качестве сапрофитов на мертвой древесине или как паразиты на стволах кустарников и деревьев; многие являются почвенными макрофитами. Наибольшее количество видов относится к семейству *Polyporaceae* (около 150). Из интересных флористических находок упомянем *Inonotus iliensis* Kravtz., *I. pseudohispidus* Kravtz. et Schwarzman, *Phellinus Kravtzevii* Schwarzman, *Ph. robustus* (Karst.) Bourd. et Galz. f. *spiraeae* Bond., *Ph. ribis* (Schum. ex Fr.) Qué. f. *ephedrae* neb-

rodensis Bourd. et Galz., *Ph. conchatus* (Pers.) Quél., *Ph. torulosus* (Pers.) Bond. et Sing. Последний гриб обнаружен на стволе *Celtis caucasica* Willd. Наряду с широко распространенным грибом *Coltricia perennis* (L. ex Fr.) Murr., который обычно обитает в течение вегетационного периода в смешанных и хвойных лесах умеренных областей обоих полушарий (Бондарцев, 1953), обнаружен и очень редко встречающийся *Coltricia cinnamomea* (Jacq. ex Pers.) Murr., ранее известный в СССР по находке в Закарпатской обл., а также в Западной Европе, Северной Америке и Австралии.

Впервые для Казахстана мы также отмечаем нахождение таких грибов, как *Bondarzewia montana* (Quél.) Sing., *Scutiger confluens* (Alb. et Schw. ex Fr.) Bond. et Sing., *Scutiger tianschanicus* Bond. (сем. *Scutigeraceae*). Последний описан А. С. Бондарцевым (1960) по сборам А. А. Домашовой в еловом лесу Терской Алатау Центрального Тянь-Шаня. Он обнаружен нами на почве в ельнике Заилийского Алатау.

Видовой состав других семейств не менее интересен. Так, сем. *Clavariaceae* хотя и насчитывает в Казахстане более 30 видов, но среди них выявлены как широко распространенные, так и редкие виды, относящиеся к родам *Clavicornia* — 1, *Ramaria* — 10, *Clavulina* — 3, *Clavulinopsis* — 3, *Sparassis* — 2 вида и др. Немного видов оказалось у сем. *Hydnaceae* — около 15—20. Они относятся к родам *Mucronella*, *Odontia*, *Sarcodon*, *Hydnum*, *Hericium* и т. п. Более многочисленно сем. *Thelephoraceae*. Оно насчитывает более 50 видов, относящихся к 15 родам: *Coniophora*, *Hypochnus*, *Tulasnella*, *Peniophora*, *Gloeopeniophora*, *Gloeocystidium*, *Aleurodiscus*, *Hymenochaete*, *Stereum*, *Corticium*, *Solenia*, *Cylidia*, *Tomentella*, *Thelephora*, *Craterellus*. Среди них оказались широко распространенные, редкие и новые виды.

Что же касается грибов порядка *Agaricales*, то они еще полностью не обработаны. Ежегодные исследования обогащают нас интересными находками. Обращает на себя внимание тот факт, что виды рода *Agaricus* довольно разнообразны в Казахстане. Они встречаются в различных экологических условиях, как и виды многих других родов, на примерах которых мы останавливались при характеристике отдельных ландшафтных зон и вертикальных поясов растительности.

Видовой состав порядка *Gasterales* заслуживает особого внимания. В первом опубликованном списке (Шварцман, 1959) упоминается 48 видов и одна разновидность гастеромицетов. Некоторые из них известны в СССР главным образом по находкам в Казахстане. Многие виды, относящиеся к различным семействам и требующие дополнительных исследований, не были включены. Из интересных находок, не вошедших в этот список, назовем: *Galeropsis desertorum* Vel. et Drob., *Gastro-*

sporium simplex Matt., *Queletia mirabilis* Fr., *Colonnaria columnata* (Bosc) Ed. Fischer, *Lanopila bicolor* (Lév.) Pat. Последние четыре вида также отмечаются нами впервые для СССР.

Несовершенные грибы — *Fungi imperfecti* (*Deuteromycetes*) — представляют огромную группу, насчитывающую до 25 тысяч видов, из которых 1647 видов, или 6,5%, учтено в Казахстане. По отношению ко всем грибам, найденным в Республике, они составляют 41,2%. Наибольшее количество их приходится на порядок *Pucciniales* — 63% и соответственно на другие: *Hyphales* — 24%, *Melanconiales* — 12% и *Coremiales* — 1% от общего количества несовершенных грибов Казахстана. Обратил на себя внимание тот факт, что по числу обнаруженных видов на первом месте находится род *Septoria*, ему уступают *Phyllosticta*, *Phoma*, *Samarosporium* и другие. По материалам несовершенных грибов Казахстана описан один род *Nigrodiplodia* Kravtz. и многие виды, относящиеся к различным родам и порядкам. Диагнозы их обнародованы в разное время (Мурашкинский, Оль, Запрометов, Пospelов, Лавров, Зыбина, Головин, Неводовский, Кравцев, Черемисинов, Траншель, Шварцман, Васягина и др.). Новые виды несовершенных грибов продолжают обнаруживаться и в настоящее время, что свидетельствует о далеко не полной изученности этой группы грибов.

На наиболее интересных примерах несовершенных грибов Казахстана мы останавливались при характеристике микофлоры отдельных ландшафтных зон и вертикальных поясов. К ним добавим *Pestalotia Bykovii* Kravtz., развивающийся на листьях *Atraphaxis virgata* (Rgl.) Krassn. По характеру спороношения он занимает промежуточное положение между меланкониевыми и пикнидиальными грибами. Такие грибы встречаются среди видов *Pestalotia* (Васильевский и Каракулин, 1950). А. А. Еленкин и И. А. Оль предложили после детального изучения этих видов выделить их в особый род, который они предварительно называли *Pseudopestalotia*. На различных видах *Equisetum* в Северной Америке и Западной Европе паразитирует *Titaeospora equiseti* (Desm.) Vassil. В СССР он известен по нашим находкам в Заилийском Алатау Тянь-Шаня, но на других видах хвоща. *Cercospora oxyriae* Rostr. на *Oxyria elatior* R. Br. была ранее известна только в Гренландии и Швейцарии на *O. digyna* Hill.

В Казахстане разнообразен состав несовершенных грибов, не только связанных с растительным субстратом, но и выделяющихся из почв. Среди почвенных микрофитов оказались такие, которые обитают в различных почвах или связаны с определенными почвенными разностями.

Наш систематический обзор будет не полным, если не коснуться актиномицетов и миксомицетов.

Актиномицеты Казахстана изучаются с целью выявления активных продуцентов антибиотических веществ. Подобранный коллекция, насчитывающая более 1000 штаммов, хранится в Институте микробиологии и вирусологии АН КазССР. Исследованиями установлено, что штаммы некоторых наиболее активных видов могут быть использованы в борьбе с возбудителями болезней сельскохозяйственных растений, животных и человека (Мазунина, 1956, 1958; Орынбаев, 1958; Сартбаева, 1961; Балицкая, 1961; Балицкая, Ветлугина и Сартбаева, 1961; Балицкая, Ветлугина и Федоренко, 1961; Ветлугина, 1961 и др.).

Мухомусеты насчитывают в Казахстане около 90 видов, относящихся к 24 родам и 9 семействам. Они в основном приурочены к различным мертвым древесным субстратам, но зарегистрированы и на некоторых живых видах мхов, хвощей и цветковых растений. Большая часть выявленных видов широко распространена по всему земному шару, однако среди них оказались и редко встречающиеся, а также новые виды и разновидности. В условиях гор они преобладают в нижней и особенно в средней части лесного пояса. У верхней границы леса они отсутствуют. В пустыне найден один вид (*Physarum cinereum* Pers. на валеже *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin).

Таблица 4

Численность родов, видов и форм грибов, описанных по материалам, собранным в Казахстане по состоянию на 1961 г.

Систематические категории	Численность			
	родов	видов	форм	вариаций
<i>Archimycetes</i>	—	2	—	—
<i>Phycomycetes</i>	—	9	—	—
<i>Zygomycetes</i>	—	1	—	—
<i>Ascomycetes</i>				
<i>Perisporiales</i>	—	4	54	1
<i>Pyrenomycetes</i>	3	77	—	—
<i>Discomycetes</i>	2	6	—	—
<i>Basidiomycetes</i>				
<i>Ustilaginales</i>	1	29	1	—
<i>Uredinales</i>	—	25	—	—
<i>Aphylllophorales</i>	—	8	1	2
<i>Fungi imperfecti</i> (<i>Deuteromycetes</i>)				
<i>Hyphales</i>	—	12	—	—
<i>Coremales</i>	—	1	—	—
<i>Melanconiales</i>	—	2	—	—
<i>Pycnidiales</i>	1	67	—	—
Всего	7	243	56	3

В первом опубликованном списке И. Н. Головенко (1957, 1960) упомянула 38 видов миксомицетов, обнаруженных в различных областях Казахстана. В настоящее время (1962) подготовлен к опубликованию дополнительный материал, намного расширивший наши знания об этой своеобразной группе растений.

С 1921 по 1961 г. по материалам микофлоры Казахстана различными авторами описано 7 родов (*Kurssanovia* Kravtzev, *Naumovella* Kravtzev, *Kravtzevia* Schwarzman, *Neo-Naumovia* Schwarzman, *Murashkinskija* Petrak, *Cintractiomyxa* Golovin, *Nigrodiplodia* Kravtzev), 243 вида, что составляет около 6% от всех грибов, учтенных в республике, 56 форм и 3 вариации. Распределение их по систематическим группам грибов дано в таблице 4. Возможно, некоторые из этих грибов уже найдены или будут выявлены за пределами территории Казахстана, но у нас нет сомнения в том, что дальнейшие исследования позволят обнаружить и описать еще не мало новых видов. Латинские диагнозы новых видов и форм миксомицетов, упомянутых в работе И. Н. Головенко (1960, 1962), будут помещены ею в отдельной статье.

Глава III

ЭЛЕМЕНТЫ МИКОФЛОРЫ КАЗАХСТАНА

Мы поставили перед собой задачу на основании точного отображения современного географического распространения грибов проникнуть в сущность процессов формирования элементов микофлоры Казахстана, истории ее расселения и вторичного изменения ареалов отдельных видов под влиянием как естественно действующих сил природы, так и преобразующей деятельности человека.

Изучение ареалов и установление закономерностей их построения приводит к выяснению истории происхождения вида, что позволяет в дальнейшем на основе полученных данных судить об истории, а также происхождении флор.

Особенности любой флоры (и микофлоры в частности) устанавливаются на основании анализа ареалов видов, родов и даже семейств. Возникающие при этом затруднения обусловлены, с одной стороны, недостаточной изученностью отдельных областей и районов земного шара, а с другой — неодинаковым смыслом, который исследователи придают понятию вид в региональных флорах, что естественно затрудняет сравнение данных различных стран.

Так как микофлора Казахстана довольно разнообразна, а географические связи ее весьма многочисленны, то возникла необходимость в классификации ареалов. Классификация микоареалов еще очень слабо разработана. Отдельные попытки мы находим в работах И. Рейхарта (1921), Н. Н. Лаврова (1951), Т. Савулеску (1951, 1953, 1957, 1958), П. Е. Сосина (1952), В. И. Ульянищева (1952, 1959), С. Ф. Морочковского (1960, 1961), Т. С. Щербиной (1961) и др., в которых фито-географический анализ микофлоры проводится главным образом на основании географических элементов флоры. Изучение исторических и генетических элементов микофлоры представляет большие трудности и является задачей недалекого будущего.

Классификация ареалов грибов, зарегистрированных в Ка-

захстане (на примере головневых грибов) строится нами на географически зональной основе, что в известной мере соответствует основным этапам истории формирования флоры на изучаемой территории.

Если из 165 видов головневых грибов, выявленных в Казахстане, вычесть 30 (18,2%) видов эндемиков, то оставшиеся 135 видов (81,8%) являются общими с другими странами. Анализируя современные ареалы этих видов, удалось объединить их в 31 группу, распределяющуюся между пятью классами и тремя типами ареалов (табл. 5). Вполне возможно, что дальнейшие наши исследования в этом направлении (при анализе ареалов других групп грибов) позволят внести поправки, дополнения и изменения в первоначальную схему. Однако в таком виде, как она представлена, мы даем ей следующее обоснование.

А. Бореальный тип ареала объединяет головневые грибы (81 вид, или 59%), паразитирующие на таежных лесных, степных и луговых видах питающих растений, обитающих в лесной зоне северного полушария, включая лесные массивы гор, и подразделяется на два класса: голарктический и палеарктический.

I. Голарктический класс ареала состоит из видов, имеющих североамерикано-евразийское протяжение, и подразделяется на шесть групп ареалов: арктоальпийская, объединяющая ареалы грибов, которые сопутствуют растениям арктических и высокогорных областей северного полушария; альпийская — встреченных только в альпийском поясе гор; циркумбореальная — зарегистрированных в лесной зоне Северной Америки, Европы и Азии; североамерикано-азиатская — найденных только в Северной Америке и Азии; северо- (реже центрально- или южно-) американо-евразийская — переходящих отчасти в южное полушарие в связи с наличием питающих растений; североамерикано-евразийско-австралийская — встречающихся в Северной Америке, Европе, Азии и заходящих в Австралию.

Микофлора голарктической флористической области, разъединенная Атлантическим и Тихим океанами, настолько близка, что нет никаких оснований предполагать различный ее генезис и сомневаться в существовании в прошлые геологические времена соединения материков Европы и Северной Америки. Согласно теории А. Вегенера (1923, 1925), Северная Америка миллионы лет назад тесно прилегала к Европе и составляла на пространстве к северу от Ньюфаундлена и Ирландии вместе с Гренландией одну общую глыбу, которая раскололась в конце третичного периода, а на севере — даже в четвертичном периоде по трещине, разветвляющейся у Гренландии, что обусловило разъединение этих материков.

Таблица 5

Географические элементы головневых грибов Казахстана

Тип	Класс	Группа	Количество видов	%
А. Бореальный	I. Голарктический	1 Арктоальпийская	8	4,9
		2 Альпийская	4	2,4
		3 Циркумбореальная	15	9,0
		4 Североамерикано-азиатская	2	1,2
		5. Северо- (реже центрально- или южно-) американо-евразийская	10	6,1
		6. Североамерикано-евразийско-австралийская	3	1,8
		Итого голарктических элементов	42	25,4
	II. Палеарктический	1 Арктоальпийская	3	1,8
		2. Евроказахстанская	13	7,9
		3 Евросреднеазиатско-казахстанская	6	3,6
		4. Евросибирско-восточноазиатско-казахстанская	10	6,1
		5. Евросибирско-среднеазиатско-казахстанская	5	3,0
		6 Южноевропейско-южно-восточноазиатско-казахстанская	1	0,6
		7. Евросибирско-североафрикано-австралийско-казахстанская	1	0,6
		Итого палеарктических элементов	39	23,6
		Итого бореальных элементов	81	59
Б. Ксерофильный	III. Древнесредиземноморский	1. Циркумсредиземноморско-иранская	5	3,0
		2. Североафрикано-восточносредиземноморско-иранская	2	1,2
		3 Восточносредиземноморско-иранская	5	3,0
		4 Южноевропейско-иранская	4	2,4
		5 Восточносредиземноморско-ирано-монгольская	1	0,6
		6 Ирано-монгольская	3	1,8
		7. Иранская	4	2,4
		Итого древнесредиземноморских элементов	24	14,6
	IV. Эндемичный	1. Казахстанская	2	1,2
		2. Илеко-тобольская	1	0,6
		3. Центрально-мелкосопочная	1	0,6
		4. Южно-алтайская	2	1,2
		5. Джунгарская	1	0,6
		6 Тяньшанская	3	1,8

Тип	Класс	Группа	Количество видов	%
		7. Северо-тяньшанская	15	9,2
		8. Западно-тяньшанская	5	3,0
		Итого эндемичных элементов	30	18,2
		Итого ксерофильных элементов	54	32,8
В. Космополитный	V. Космополитный	1. Культурная	16	9,7
		2. Адвентивная	5	3,0
		3. Спонтанная	9	5,5
		Итого космополитных элементов	30	18,2
		Всего	165	100

Довольно большое количество грибов Казахстана (25,4%), относящихся к голарктическому классу ареала, свидетельствует о том, что микофлора на этой территории начала формироваться еще тогда, когда Североамериканский и Евразийский материки составляли одно целое, т. е. в третичном периоде. Отсюда можно заключить, что микофлора всей этой территории имеет общий генезис и происходит от арктотретичной флоры.

II. Палеарктический класс ареала объединяет грибы, паразитирующие на растениях, произрастающих в бореальной области от Западной Европы до Восточной Азии, и подразделяется на семь групп ареалов: арктоальпийская, евроказахстанская — состоит из грибов, встреченных пока только в Европе и Казахстане; евросреднеазиатско-казахстанская, куда мы отнесли грибы, выявленные в Европе, Средней Азии и Казахстане; евросибирско-восточноазиатско-казахстанская, евросибирско-среднеазиатско-казахстанская, южноевропейско-южно-восточноазиатско-казахстанская и евросибирско-североафрикано-австралийско-казахстанская — соответственно состоят из ареалов видов в пределах упомянутых географических областей.

По количеству головневых грибов Казахстана палеарктический класс ареала стоит на втором месте (23,6%). Это наводит на мысль о том, что после потери связи Северной Америки с Евразийским материком микофлора Европы и Азии формировалась совместно. Перед плейстоценом бореальная флора Евразии была почти однородной на всем протяжении от Западной Европы до Восточной Азии. Плейстоценовый разрыв между европейской частью этой флоры и восточно-сибирской больше всего сохранился в области Западной Сибири, благодаря наличию там огромного пресноводного бассейна, об-

разовавшегося при стаивания ледника. С отходом ледника на территории, которая была им покрыта, началось постепенное формирование флоры. В Северной Азии влияние ледникового периода на растительность сказалось не так катастрофически, как в Европе. Причиной этого является меньшее развитие ледниковых явлений в Азии, чем в Европе, с одной стороны, а с другой — различный характер флоры Европы и Северной Азии в третичном периоде.

Если в Европе флора третичного периода была тропической и субтропической, большая часть которой погибла во время ледникового периода, то в Северной Азии она была умеренной. Это позволило ряду ее видов лучше противостоять холоду и сохранить преемственность со сформировавшейся на ее основе современной флорой. В Европе, с отходом ледника, формировалась флора из растений, мигрировавших с юга (Крыма, Кавказа), с запада (южной части Западной Европы), с востока (Южного Урала, возвышенностей Сибири и из Средней Азии). Помимо этого, очаги уцелевшей растительности явились также центрами заселения освобожденной территории. Состав вновь образовавшейся флоры должен определяться наличием элементов различного возраста: наиболее древние — третичные виды; к ним добавляются элементы, проникшие во время межледниковых периодов; кроме них — растения, мигрировавшие и продолжающие мигрировать в настоящее время (Криштофович, 1928, 1930; Вульф, 1944; Попов, 1949 и др.).

Современный состав микофлоры этих территорий разновозрастный, что подтверждается исследованиями К. Е. Мурашкинского (1929, 1939, 1940), Н. Н. Лаврова (1951) и др.

Цифровые данные таблицы 5 ясно показывают, что наибольшее количество видов объединяет евроказахстанская группа ареалов (13, или 7,9%). Возможно, эти виды в дальнейшем будут выявлены и в других местах Азии. Помимо этого напрашивается также вывод о том, что некоторая часть микофлоры Казахстана формировалась одновременно с микофлорой Сибири, что подтверждает общность развития растительного покрова Западной Сибири и Казахстана.

Б. Ксерофильный тип ареала объединяет головневые грибы (54 вида, или 32,8%), паразитирующие на растениях, произрастающих в области Древнего Средиземья в понимании М. Г. Попова (1927, 1949, 1950), тянущейся на широтах 27—42° с. ш. от Атлантического океана до Хингана, на протяжении около 9000 км, с провинциями: Монгольская, Иранская, Восточно-Средиземноморская, Южно-Европейская и Северо-Африканская. М. Г. Попов считает, что выделять Средиземноморскую провинцию в виде узкой полосы, окаймляющей современное Средиземное море, как поступает А. Энглер (1914),

А. Дильс (1916, 1929) и др., вряд ли правильно, так как она оформилась геологически недавно, в самом конце третичного периода, и связать с ней региональную (областную) флору, возникшую гораздо раньше, в конце миоцена или начале плиоцена, нельзя. Историю развития ксерофильной флоры области Древнего Средиземья М. Г. Попов (1950) описывает следующим образом:

«В палеогене и в первой половине миоцена северное побережье Тетиса и острова, лежащие у этого побережья, были покрыты субтропическим арктотретичным лесом. По мере осушения восточной части моря Тетиса местность становилась суше, и субтропический лес шаг за шагом беднел, ксерофилизировался в ней, и на месте его создавалась древнесредиземноморская ксерофильная флора, которая расселялась и на новые, появляющиеся со дня Тетиса, территории, на которые в свою очередь с юго-запада, из Африки, проникали резко ксерофильные вельвичиевые типы, вроде *Zygophyllum*, *Cystistemon*, и смешивались здесь с арктотретичными. Важнейшие стадии ксерофиллизации арктотретичного леса мы можем представить в таком виде:

I. Субтропический смешанный лес с преобладанием листопадных деревьев, но с большой еще примесью вечнозеленых кустарников и большим количеством хвойных пород.

II. Дубовые и ореховые леса с кленами, платанами, ликвидамбаром; из хвойных — с соснами, немногими кедрами, елями и пихтами, но с обширными зарослями арчей (*Juniperus* секции *Sabina*). — Полустепь.

Имелось три фации: 1) средиземноморская, в которой сохранились вечнозеленые деревца и кустарники — дубы, маслина, лавр, олеандр, рожковое дерево и т. п.; 2) умеренно-континентальная с преобладанием дубов, груш, сосен; 3) резко-континентальная: грецкий орех и арчевники.

III. Фисташковая стадия с листопадными фисташками, каркасами, миндалями, с примесью лоха, арчи, пустынного тополя ююбы и держи-дерева. — Полупустыня.

IV. Саксаулы, каллигонумы, древовидные солянки, кустарные (*Zygophyllum*, *Atraphaxis*). — Пустыня» (стр. 97).

Ксерофильный тип ареала подразделяется нами на два класса: древнесредиземноморский и эндемичный.

III. Древнесредиземноморский класс ареала объединяет 24 вида, или 14,6%, головневых грибов Казахстана и в свою очередь подразделяется на семь групп ареалов: циркумсредиземноморско-иранская — состоит из ареалов видов, паразитирующих на растениях, произрастающих по берегам Средиземного моря и в Иранской провинции, куда относится Средняя Азия и Южный Казахстан; северо-африкано-восточносредиземноморско-иранская, восточносредиземноморско-иранская,

южноевропейско-иранская, восточномедиземноморско-ирано-монгольская, ирано-монгольская и иранская — состоят из видов, зарегистрированных в упомянутых провинциях. Группы ареалов грибов, на наш взгляд, подтверждают правильность выделения М. Г. Поповым флоры Древнего Средиземья из бореального царства, ограничив последнее холодной таежной зоной, характерной бореальными элементами.

IV. Эндемичный класс ареала состоит из 30 видов, или 18,2%, головневых грибов, зарегистрированных только на территории Казахстана, т. е. ограниченных отдельными флористическими округами Монгольской и Иранской провинций Древнего Средиземья. Здесь выделены следующие восемь групп ареалов: казахстанская — объединяет ареалы грибов, встреченных в различных областях Казахстана; илеко-тобольская, центрально-мелкосопочная, южно-алтайская, джунгарская, тяньшанская, северо-тяньшанская и западно-тяньшанская, каждая из которых, в свою очередь, подразделяется на подгруппы, характерные видами, свойственными определенным горным системам.

Высокий процент эндемизма (18,2%) головневых грибов Казахстана совпадает с общим средним процентом эндемизма (17—18%) цветковых растений республики (Павлов, 1959). Это представляет большой научный интерес, так как показывает, что генезис микофлоры на изучаемой нами территории подчинен тем же закономерностям, что и генезис флоры цветковых растений, тем более если речь идет о паразитных грибах, эволюционировавших, в известной мере, параллельно с эволюцией питающих растений. Возможно, что некоторые из эндемичных видов будут выявлены в сопредельных с Казахстаном районах республик Средней Азии, Китая, Сибири и др., но взамен их обнаружатся и новые виды.

V. Космополитный тип ареала объединяет широко распространенные головневые грибы (30 видов, или 18,2%). Они составляют космополитный класс ареалов, в свою очередь подразделяющийся на три группы ареалов: культурная, куда относятся грибы, паразитирующие на культурных, возделываемых растениях, и сопутствуют им; адвентивная — состоит из видов грибов, обитающих на сорных растениях, и спонтанная — характерна для грибов, встречающихся на дикорастущих растениях.

Большая часть видов питающих растений, на которых обитают грибы-космополиты, имеет средиземноморское или тропическое и субтропическое родство, так как они проникли в умеренные пояса земного шара с культурой или как сорные, и вместе с ними расширили свои ареалы паразиты, сопутствующие им.

Обратил на себя внимание и тот факт, что 44 вида, или

26,6%, головневых грибов, обнаруженных в Казахстане, распространены в Азии и не выходят за ее пределы; следовательно, это будут эндемики Азии. Они могут быть выделены в азиатский класс ареалов.

Если проследить состав географических элементов в пределах порядка *Ustilaginales*, а также отдельно по семействам и родам головневых грибов, выявленных в Казахстане (табл. 6), то обращает на себя внимание следующее.

В порядке *Ustilaginales* на первом месте по числу видов находится голарктический класс ареалов (25,4%), ему уступают палеарктический (23,6%), эндемичный (18,2%), космополитный (18,2%) и на последнем месте находится древнесредиземноморский (14,6%). Что же касается состава родов, то он более разнообразен в эндемичном классе ареалов (10), за ним следуют голарктический (9), палеарктический (9), космополитный (8) и древнесредиземноморский (7).

Совершенно иную последовательность можно видеть в пределах каждого семейства. Так, в семействе *Ustilaginaceae* преобладают грибы космополитного (15,8%) и голарктического (15,1%) классов ареалов, затем идут палеарктический (11,5%), древнесредиземноморский (7,3%) и эндемичный (7,3%), а в семействе *Tilletiaceae* на первом месте находится палеарктический (12,1%) класс ареалов и ему по численности видов уступают эндемичный (10,9%), голарктический (10,3%), древнесредиземноморский (7,3%) и космополитный (2,4%).

Эти данные, в известной мере, подтверждают мнение микологов о различном генезисе представителей этих двух семейств. Они также свидетельствуют о разновозрастном составе головневых грибов Казахстана. Часть видов ведет свое происхождение с мелового периода, а другая получила массовое развитие в третичном периоде и продолжает свое расселение в настоящее время.

Что же касается распределения географических элементов по родам головневых грибов, то здесь выделяется группа родов, объединяющая виды всех пяти классов ареалов (*Ustilago*, *Sphacelotheca*, *Tilletia*, *Urocystis*), только четырех классов (*Cintractia*), или трех классов (*Sorosporium* — одни и *Thecaphora* — другие), или одного класса (*Tranzscheliella* — древнесредиземноморский, *Cintractiomyxa*, *Toliposporella*, *Melanotaenium* — эндемичный; *Melanopsichium*, *Tolyposporium* — космополитный; *Schroeteria* — палеарктический; *Doassansia* — голарктический).

По преобладающей численности видов в пределах родов выделяются: *Ustilago* — 18 видов голарктического класса ареалов, 15 — космополитного, 12 — палеарктического, *Entyloma* — 10 видов эндемичного, 9 — палеарктического, *Urocystis* — 9 видов голарктического, 7 — палеарктического, *Sphace-*

Географические элементы головневых грибов Казахстана

Семейство и род	Количество видов по типам и классам ареалов						% от общего числа 165
	бореальный		ксерофиль- ный		космо- полит- ный	всего видов	
	голаркти- ческий	палеаркти- ческий	древне- средизем- номорский	эндемич- ный	космопо- литный		
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>USTILAGINACEAE</i>							
<i>Ustilago</i>	18	12	6	6	15	57	34,54
<i>Tranzscheliella</i>	—	—	1	—	—	1	0,61
<i>Cintractia</i>	2	3	—	1	1	7	4,24
<i>Cintractiomyxa</i>	—	—	—	1	—	1	0,61
<i>Sphacelotheca</i>	3	1	2	1	6	13	7,86
<i>Melanopsichium</i>	—	—	—	—	1	1	0,61
<i>Schizonella</i>	1	—	—	—	—	1	0,61
<i>Sorosporium</i>	—	2	3	—	2	7	4,24
<i>Thecaphora</i>	1	1	—	2	—	4	2,42
<i>Tolyposporium</i>	—	—	—	—	1	1	0,61
<i>Tolyposporella</i>	—	—	—	1	—	1	0,61
Всего родов	5	5	4	6	6		
Всего видов	25	19	12	12	26	94	
% от 94	26,6	20,2	12,8	12,8	27,6		100
% от 165	15,1	11,5	7,3	7,3	15,8		57
<i>TILLETIACEAE</i>							
<i>Tilletia</i>	2	3	5	4	2	16	9,70
<i>Entyloma</i>	4	9	2	10	—	25	15,15
<i>Melanotaenium</i>	—	—	—	1	—	1	0,61
<i>Schroeteria</i>	—	1	—	—	—	1	0,61
<i>Urocystis</i>	9	7	5	3	2	26	15,76
<i>Doassansia</i>	2	—	—	—	—	2	1,21
Всего родов	4	4	3	4	2		
Всего видов	17	20	12	18	4	71	
% от 71	23,9	28,2	16,9	25,4	5,7		100
% от 165	10,3	12,1	7,3	10,9	2,4		43

1	2	3	4	5	6	7	8
Всего <i>Ustilaginales</i> :							
Колич. видов % от 165	42 25,4	39 23,6	24 14,6	30 18,2	30 18,2	165	100
Колич. родов % от 17	9 52,94	9 52,94	7 41,18	10 58,82	8 47,05		

lotheca — 6 видов космополитного и т. п., что свидетельствует о неодинаковом возрасте видов в пределах родов.

Как можно было убедиться из перечня групп ареалов головневых грибов Казахстана, межконтинентальные разрывы их (дизъюнкции) имеют место не только у цветковых, но и у споровых растений, в частности у грибов различных систематических групп, выявленных в Республике. На примерах наиболее интересных из них мы останавливались выше. В данном случае речь идет не только о грибах одних и тех же семейств, родов, но и о близко родственных или даже идентичных видах, появление которых на отдельных территориях вызывает большой интерес.

Для объяснения возникновения различного рода дизъюнкций строятся всевозможные гипотезы. Некоторые разрывы ареалов вполне объяснимы в свете теории А. Вегенера (1925, 1929), повествующей о возникновении материков и океанов. Согласно этой теории некогда существовал один исходный материк, который в юрском периоде начал распадаться на отдельные части, образовавшие в дальнейшем современные материки. До четвертичного периода существовало сообщение Европы с Северной Америкой; до эоцена третичного периода было материковое соединение Африки с Южной Америкой, Африки с Индией; до юрского периода сообщалась Австралия с Индией; до середины третичного периода было соединение Австралии с Антарктикой и Южной Америкой, а Антарктики с Южной Америкой до четвертичного периода. А. Вегенер принимает постоянство площадей океанических впадин и площадей материков в целом, изменяющих лишь свое положение в отношении друг друга.

Современные ареалы организмов (животных, растений) являются отражением тех изменений, которые претерпели материки в течение промежутка времени существования этих видов, и нарушений климатических условий, которые явились результатом этих изменений. Исходя из теории А. Вегенера,

можно допустить, что в прошлые геологические периоды существовали связи у ныне разъединенных ареалов.

Если при теории мостов (согласно которой когда-то существовали мосты-суши, связывающие сейчас разъединенные материка, затем погрузившиеся на дно моря) должно было происходить непременно переселение видов с одного материка на другой, то при теории расхождения материков допускается разрыв у ранее единого ареала. Ряд фактов подтвердил теорию А. Вегенера, однако существуют и такие, которые в нее не укладываются (Алехин, 1938; Вульф, 1944; Шафер, 1956 и др.).

Примерами разъединенных ареалов может быть аркто-горный — альпийский ареал. Один — арктический, т. е. северо-широтный зональный, а другой — альпийский, высотно-поясной. Грибы с подобными ареалами встречаются в Арктике и на высокогорьях: *Ustilago pustulata* (DC.) Winter, *Sphacelotheca ustilaginea* (DC.) Liro, *Cintractia elynae* Syd., *Urocystis nivalis* (Liro) Zundel, *Cercospora oxyriae* Rostr. и многие другие. В. Шафер (1956), касаясь аркто-горной дизъюнкции, исходя из фактов ледниковых флор плейстоценового времени, утверждает, что она вызвана послеледниковым потеплением климата. Вследствие этого первоначальная флора, имевшая смешанный аркто-альпийский характер на огромном пространстве, отделяющем области близ полюса от высокогорных областей Голарктики, уступила место лесной флоре, а сама переместилась как к дальнему северу, так и в высокие горные хребты.

А. И. Толмачев (1957) считает временем первоначального развития арктической флоры современного типа геологически новейшее время на грани между плейстоценом и антропогеном. В своей основе эта автохтонная флора сложилась на месте, а не заселяла Арктику извне. Миграционными элементами флоры Арктики являются все альпигенные аркто-альпийские элементы, по своему происхождению связанные с горными странами различных частей северного полушария.

К. Е. Мурашкинский и М. К. Зилинг (1929) высказывают, на наш взгляд, правильную мысль о том, что современные местонахождения многих аркто-горных растений, разделенных громадными пространствами степей и лесов, изолированы в смысле возможного переноса спор специализированных паразитных грибов, что говорит в пользу синхронного или даже более древнего происхождения тех из видов грибов на аркто-горных растениях, которые общи для изолированных местонахождений.

Межконтинентальные горные (альпийские) дизъюнкции наиболее трудно объяснить. Здесь различают трансконтинентальные горные дизъюнкции меридионального направления

и межконтинентальные дизъюнкции в широтном направлении, характерные для многих горных растений Азии и Европы. Из грибов, приуроченных к альпийскому поясу гор Северной Америки, Европы и Азии, назовем *Ustilago marginalis* (DC.) Lév., *Sphacelotheca Candollei* (Tulasne) Ciferri, *Urocystis aquilegiae* (Ciferri) Schwarzman, *U. irregularis* (Wint.) Savul. и др.

Особый интерес представляет межконтинентальная горная дизъюнкция гриба *Chrysomyxa Weirii* Jackson, паразитирующего на *Picea Engelmanni* Engelm. в северо-западной Северной Америке, а также на *Picea rubens* Sarg. в Алеганских горах восточной Северной Америки, а в СССР — только в Тянь-Шане в пределах Казахстана на *Picea Schrenkiana* Fisch. et Mey.

Виды рода *Picea* в ископаемом состоянии известны из верхнемеловых отложений. В третичном периоде значение елей особенно увеличивается, причем флора этого периода в Северной Америке и в Азии имеет много общего (Криштофович, 1957). Отсюда можно предположить, что изменение природных условий на площади распространения древних видов елей, возможно более восприимчивых к упомянутому ржавчинному грибу, способствовало их трансформации и вместе с тем гибели паразита на большей площади его древнего ареала. Гриб сохранился только в двух местах Северной Америки и в одном месте Азии (Казахстан) на трех упомянутых выше видах елей. Возможно, эти виды современных елей унаследовали от своих отдаленных предков восприимчивость к грибу, а благоприятные условия гор Северной Америки и Казахстана сказались положительно на сохранении его из поколения в поколение до наших дней. Это тем более правдоподобно, если учесть, что ржавчинные грибы уже были широко распространены в меловом периоде и особенно в третичном. Помимо этого, на современных видах елей паразитируют и другие виды грибов рода *Chrysomyxa*. Из последних назовем *Ch. deformans* (Diet.) Jacz. Гриб описан по сборам из западных Гималаев на *Picea moringa* Hill., а в СССР он найден на *Picea Schrenkiana* Fisch. et Mey. в Тянь-Шане. Возможно, что и у этих двух видов елей был общий предок.

Трансатлантические дизъюнкции характерны у следующих видов грибов, зарегистрированных в Казахстане: *Sorosporium consanguineum* Ell. et Ev., *Terfezia Leonis* Tul., *Montagnea arenaria* (DC.) Zeller, *Galeropsis desertorum* Vel. et Dvor., *Dictyocephalus curvatus* Underwood, *Podaxis pistillaris* (L. ex Pers.) Morse, *Colonnaria columnata* (Bosc) Ed. Fischer, *Lanopila bicolor* (Lév.) Pat. и др. С точки зрения теории А. Вегенера можно объяснить их общее происхождение. Как упоминалось выше, в юрском и меловом периодах Северная и Южная Америка были соединены с Африкой и Европой. В это время Атлан-

тический океан еще не существовал. Экваториальная зона тогда проходила через Центральную и Северную Америку. Аналогичные климатические условия и флористическое сходство далеко отстоящих в настоящее время материков свидетельствуют о былом их единстве. В эоцене условия так изменились, что способствовали обмену видами между Западом и Дальним Востоком вдоль оси Тетиса того времени. В миоцене эти континенты были разделены возникшим Атлантическим океаном.

К этому же типу ареалов мы относим грибы рода *Coëmanisia*, виды которого известны в Северной и Южной Америке, Европе (Франция), Западной Африке и Азии (Индия, Цейлон и Казахстан). Назовем также головневый гриб *Ustilago scitaminea* Syd., паразитирующий на видах рода *Saccharum*. Он известен в Северной Америке (Луизиана), Южной Америке (Бразилия), Европе (Португалия), Африке (Наталь и остров Маврикия), в Китае, Индии, Индокитае, на Филиппинских островах, Яве и в Таджикистане. Учитывая произрастание в Казахстане *Saccharum spontaneum* L., возможно обнаружение гриба в Туркестанском и Западно-Тяньшанском флористических районах. Подобный ареал имеют и многие другие грибы, из которых нельзя не упомянуть *Anthurus Archeri* (Berkeley) Fischer, *Chlamydopus Meyenianus* (Klotzsch.) Lloyd, *Gyrophragmium Delilei* Montagne, *Schizostoma laceratum* (Ehrenb.) Lév., *Simblum sphaerocephalum* Schlecht. О последнем виде данные, касающиеся обнаружения гриба в Африке и Австралии, отсутствуют, он известен в Северной и Южной Америке, Европе (Испания), Азии (Казахстан и Киргизия) и на Яве.

Лемурийская дизъюнкция объясняет флористическую близость Африки и Мадагаскара с одной стороны, а с другой — Индии, Малайского архипелага и Австралии. Из грибов, имеющих лемурийскую дизъюнкцию, назовем *Phellorinia strobilina* (Kalchbr.) Kalchbrenner, *Podaxis carcinomalis* (L. ex Pers.) Fr., *Polyplocium inquinans* Berk. и др.

Центром развития *Phellorinia strobilina* является Южная Австралия, затем он известен в Индии, Африке и Казахстане. Местонахождения *Podaxis carcinomalis* и *Polyplocium inquinans* даны в Южной Африке и Казахстане (Средней Азии). Этот тип дизъюнкции ботаники также объясняют исходя из теории А. Вегенера. В меловом периоде на месте современного Индийского океана к восточным берегам Африки прилегал участок суши, названный «Лемурией». В третичное время этот участок суши стал надвигаться на цоколь Азиатского континента и в миоцене образовал горы Гималаи и принял форму современного полуострова Индостан.

По этому поводу М. Г. Попов (1927, 1958) писал: «Принимая существование Лемурии и признавая в ней пустынную су-

шу, мы в состоянии легко объяснить и понять все взаимоотношения пустынных флор, разбросанных в Азии, на Сокотре, в Северной Африке, к флоре южноафриканских пустынь и степей. Для меня несомненно, что Лемурия была сама значительным центром развития древней пустынной флоры. В пользу этого взгляда достаточно убедительно говорит своеобразная реликтовая флора острова Сокотры с ее массой поразительных, несомненно крайне древних, в настоящее время изолированно стоящих форм» (1958, стр. 231).

Большой научный интерес представляет нахождение названных видов грибов в северном полушарии, в частности в Казахстане. Естественно возникает вопрос: как и когда они здесь появились?

М. Г. Попов (1927), касаясь истории флоры цветковых растений Средней Азии, пришел к выводу о необычайной близости пустынь Южной Африки к каменистым и песчаным пустыням Азии не только по ландшафтам и жизненным формам, но и отчасти по систематическому составу. По его мнению, ксерофильно-пустынная флора Вельвичии относится к дотретичному периоду, возможно, даже к меловому. Об этом свидетельствуют большие площади очень древних суш (домеловых — в Южной Африке, а от палеозоя до наших дней — в Восточной и Центральной Африке), а также то, что первичные пустынные виды наиболее богато и полно представлены в Африке. Типы Вельвичии (южно-африканские циклы) могли проникнуть в северное полушарие Старого Света (в Южную Европу, Северную Африку и Азию) миграционным потоком, который в меловой (и нижнетретичный) период беспрепятственно мог осуществляться при наличии Лемурийской суши.

Находки пыльцы Вельвичии (*Welwitschia* cf. *mirabilis* Hook.) в третичных отложениях Казахстана (Чигуряева, 1951, 1956; Абузярова, 1954, 1955), в настоящее время произрастающей только в прибрежной пустыне Юго-Западной Африки, побудили А. Н. Криштофовича (1954) после опубликования заметки А. А. Чигуряевой (1951) высказать мысль о том, что если этот факт подтвердится, не послужит ли он доказательством того, что «флора Вельвичии» М. Г. Попова не путешествовала в Среднюю Азию из далекой Южной Африки, а наоборот, нашла там свое последнее убежище.

В связи с затронутым вопросом не лишне отметить, что на современной Вельвичии паразитирует головневый гриб *Ustilago welwitschiae* Bresadola, описанный по сборам из Юго-Западной Африки. Можно предположить, что предки его поражали растения, жившие в олигоцене или верхнеэоценовом периоде. Находка головневого гриба на представителях очень древнего, в настоящее время вымирающего, класса расте-

ний — Гнетовых, свидетельствует и о древности данного вида гриба.

Приведенные данные наводят нас на мысль о том, что упомянутые выше грибы развивались на обширных пространствах пустынь мелового и третичного периодов, а разрывы в ареалах являются результатом изменений естественно-исторических условий, наступивших в позднейшее время.

Берингийская межконтинентальная дизъюнкция характерна для видов грибов, встречающихся в Северной Америке и Восточной Сибири. Как отмечает Н. Н. Лавров (1951), сиб-американобореальный элемент микофлоры злаков Сибири сильнее представлен на востоке Сибири (6—7%) и все более убывает при продвижении на запад. Из грибов, относящихся сюда, назовем *Ustilago elymicola* Syd., *Urocystis elymi* (Ciferri) Schwarzman. Они были найдены М. П. Васягиной в 1956 г. в Тарбагатае (Семипалатинская обл.). Возможно, здесь находится западная граница их ареалов. В других местах Казахстана эти грибы пока не найдены. Н. Н. Лавров считает, что проникновение в Сибирь сиб-американобореального элемента произошло через Берингию — соединение, располагавшееся на месте современного Берингова пролива.

В. К. Сочава (1933), касаясь истории флоры южной части Берингии, считает ее сформировавшейся путем сочетания азиатских с североамериканскими элементами, благодаря проникновению последних в Азию через древнюю материковую сушу — Берингию.

Мы предполагаем, что грибы с берингийской дизъюнкцией до образования Берингова пролива, очевидно, имели сплошной ареал.

Выше мы познакомились с различными географическими элементами микофлоры Казахстана. Н. Н. Лавров (1951) впервые для микологии ввел понятие о «субстратных» ареалах грибов, в зависимости от паразитного или сапрофитного образа жизни, одно- или двудомности, одно- или многоядности. Каждый из описанных им типов ареалов (тегеральный, маргинальный, цингулярный, битегеральный, аспергеральный, тангентальный, мультиаспергеральный, мультитангентальный, ретикулярный и комплектный) подразделяется на подтипы. Остановимся на некоторых примерах.

Тегеральный (накрывающий) ареал характерен для гриба *Ustilago tritici* (Pers.) Jensen. В данном случае ареал паразита, обитающего на пшенице, точно совпадает с ареалом питающего растения.

Комплектный (объемлющий) ареал имеет гриб *Ustilago bromivora* (Tul.) Fisch. v. Waldh. и ему подобные. Он поражает многие виды питающих растений в пределах рода *Bromus*.

Австралийно-маргинальный (южно-краевой) ареал присущ

грибам *Tilletia indica* Mirta и *Sphacelotheca fagopyri* H. and P. Sydow and Butler. Они обитают в Восточной Индии: первый — на пшенице, второй — на культурной гречихе, и за ее пределы не выходят.

Бимаргинальный (двукраевой) ареал у *Urocystis Lagerheimii* Bubák var. *obscura* (Liro) Zundel, паразитирующего на *Juncus Gerardii* Lois. Гриб встречен в двух концах ареала питающего растения: в Европе (Финляндия) и Азии (Казахстан).

Макулярный (пятнистый) ареал, когда гриб *Ustilago grandis* Fr. как бы прорезает пояском ареал широко распространенного питающего растения *Phragmites communis* Trin.

Мультимакулярный (многопятнистый) ареал характерен у гриба *Sphacelotheca Candollei* (Tul.) Ciferri. В данном случае питающее растение имеет обширный ареал, а гриб встречается в отдельных местах как бы отдельными пятнами.

Эти примеры можно было бы увеличить, но мы ограничимся упомянутыми. Мы согласны с Н. Н. Лавровым, который высказал мысль о том, что воспользоваться для анализа микофлоры этими типами субстратных микоареалов не представляется возможным, так как еще недостаточно данных о местонахождениях отдельных видов грибов и сосудистых растений.

Прежде чем закончить настоящий раздел, мы остановимся на численности видов по семействам и родам головневых грибов, выявленных в некоторых странах мира и в республиках СССР, по данным различных авторов (Гутнер, 1941; Ульянищев, 1952; Игнатавичюте, 1959; Лавров, 1936, 1948, 1951; Комирная, 1959; Щербина, 1961; Запрометов, 1926, 1928; Мурашкинский и Зилинг, 1929; Панфилова, 1960; Поспелов, 1960; Катаев, 1950; Калымбетов, 1956; Кошкелова, 1959; Головин, 1950, 1952; Шварцман, 1960; Ainsworth a. Sampson, 1950; Liro, 1922, 1938; Kochman, 1936; Lindtner, 1950; Moesz, 1956; Savulescu, 1935, 1955, 1957; Ciferri, 1938; Fischer, 1953; Mundkur a. Thirumalachar, 1955; Wen, 1937; Tai, 1937; Teng, 1939; Ling Lee, 1945 и др.). Суммированные сведения даны в таблицах 7 и 8, дополненные нами (цифры в скобках).

Из анализа цифровых данных этих таблиц напрашивается вывод о неодинаковой изученности головневых грибов по отдельным странам. Наиболее исследована Западная Европа, Индия и Северная Америка, где весьма разнообразен состав родов и видов. Обратил на себя внимание тот факт, что большая часть видов монотипных родов ограничена своим распространением Южной Америкой и Южной Азией (Индия), а некоторые встречены в Европе и Средней Азии. Наряду с ними ясно выделяются многовидовые, космополитные роды, виды которых в большем или меньшем количестве обитают по всем

Состав родов и численность видов головневых грибов в отдельных

Семейство и род	Европа											
	Западная Европа							Европейская часть СССР				
	Англия	Финляндия	Польша	Венгрия	Югославия	Румыния	Италия	Ленинградская обл.	Карельск перешеек	Литовская ССР	Украинская ССР	Юго-Восток РСФСР
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Сем. <i>USTILAGINACEAE</i>												
<i>Ustilago</i> (Pers) Roussel, 1806	23	64	54	44	45	75	48	31	18	32	54	39
<i>Ustacystis</i> Zundel, 1945	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Liroa</i> Ciferri, 1933	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tranzscheliella</i> Lavrov, 1936	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
<i>Cintractia</i> Cornu, 1883	2	19	8	9	7	10	3	3	5	8	10	3
<i>Cintractiomyxa</i> Golovii, 1952	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cintractiella</i> Boedijn, 1937	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Franzpetrakia</i> Pavgi u Thirumalachar, 1957	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Platenella</i> Saville	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Testicularia</i> Klotzsch, 1832	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sphacelotheca</i> De Bary, 1884	3	1	2	8	7	9	13	1	1	2	5	3
<i>Melanopsichium</i> G Beck , 1894	1	—	—	1	1	1	—	—	—	—	1	—
<i>Farysia</i> Raciborski, 1909	—	—	—	1	1	1	2	—	—	1	—	—
<i>Mundkurella</i> Thirumalachar, 1944	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Mycosyrinx</i> G Beck ,1894	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pericladium</i> Passerini, 1875	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Schizonella</i> (DC) Schroeter, 1877	—	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Sorosporium</i> Rudolphi, 1829	—	3	2	5	6	7	5	—	—	2	4	3
<i>Thecaphora</i> Fingerhuth, 1835	—	2	2	3	2	5	6	—	—	2	2	3
<i>Tolyposporium</i> Woronin, 1882	—	1	2	2	1	2	1	1	1	1	3	1

Таблица 7

районах земного шара

Азия																	Итого	Примечание
Западная Азия				Северная Азия	Средняя Азия и Казахстан						Восточная Азия	Южная Азия	Африка					
Азербайджанск. ССР	Кавказ	Палестина	Иран	Сибирь	Казахская ССР	Киргизская ССР	Узбекская ССР	Таджикская ССР	Туркменская ССР	Китай	Индия	Египет	Австралия	Сев. Америка	В СССР	В мире		
14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	
31	47	9	11	69	57	31	25	17	22	47	59	19	19	84	110	337	* В скобках даны наши дополнения	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	1		
1	—	—	—	1	1	—	1	1	1	—	—	—	—	—	(1)	1		
2	5	—	1	5	7	2	2	2	1	3	13	1	9	25	15	69		
—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	(1)	(1)		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	(1)	(1)		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	3		
8	11	3	4	11	13	7	9	6	6	15	43	3	3	19	13	137		
—	—	—	—	1	1	1	—	—	—	1	3	—	1	1	1	6		
—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—	1	1	1	17		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	1		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	2		
1	1	—	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	1	1	2		
1	2	—	—	7	7	6	4	5	3	9	18	3	12	12	14	108		
—	1	—	—	5	4	—	1	—	—	—	2	—	2	12	11	31		
1	1	—	—	1	1	—	—	—	—	3	6	—	7	4	2	31		

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Tolyposporella</i> Atkinson, 1897	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего видов сем. <i>Ustilaginaceae</i>	29	93	71	75	71	111	79	37	26	49	81	53
Всего родов сем. <i>Ustilaginaceae</i>	4	8	7	9	9	9	8	5	5	8	9	7
Сем. <i>TILLETIACEAE</i>												
<i>Neovossia</i> Körnicke, 1879	—	—	—	—	1	2	1	—	—	—	—	—
<i>Tilletia</i> Tulasne, 1847	5	8	8	8	14	16	11	4	1	2	8	5
<i>Entyloma</i> De Bary, 1874	14	28	36	18	21	34	36	11	15	11	33	4
<i>Rhamphospora</i> D. Cunningham, 1888	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Entorrhiza</i> C. Weber, 1884	1	2	—	—	—	1	4	1	2	—	1	—
<i>Melanotaenium</i> De Bary, 1874	4	2	1	2	2	4	7	—	1	—	2	—
<i>Schroeteria</i> Winter, 1896	1	1	—	2	2	2	—	—	1	—	1	—
<i>Ginanniella</i> Ciferri, 1938	2	—	1	11	1	1	—	—	—	—	—	—
<i>Tubercinia</i> Fries, 1882	13	—	2	—	—	—	—	—	—	—	1	—
<i>Glomosporium</i> Kochman, 1939	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	1	—
<i>Urocystis</i> Rabenhorst, 1856	—	30	13	8	18	30	37	—	7	11	22	15
<i>Polysaccopsis</i> P. Hennings, 1898	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tracya</i> Sydow, 1901	—	2	—	—	—	1	—	1	1	—	1	—
<i>Doassansiopsis</i> (Setch.) Dietel, 1897	1	1	—	—	—	1	1	—	—	—	1	—
<i>Doassansia</i> Cornu, 1883	3	5	3	2	3	3	2	3	2	1	3	2
<i>Burrillia</i> Setchell, 1891	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Kunzeomyces</i> Henn, 1899	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего видов сем. <i>Tilletiaceae</i>	44	80	65	51	62	96	99	20	30	25	74	26
Всего родов сем. <i>Tilletiaceae</i>	9	10	8	7	8	12	8	5	8	4	11	4
Сем. <i>GRAPHIOLACEAE</i>												
<i>Graphiola</i> Poiteau, 1824	1	1	1	1	1	1	—	—	—	1	1	—
<i>Shropshiria</i> Stevens	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего видов <i>Ustilaginales</i>	74	174	137	127	134	208	178	57	57	75	156	79
Всего родов <i>Ustilaginales</i>	14	19	16	17	18	22	16	10	14	13	21	11

14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	1	—	—	3	(1)	8	
44	69	12	16	102	94	48	43	31	33	78	155	26	54	166	171	760	
6	9	2	3	10	11	7	6	5	5	7	14	4	8	14	12	21	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	4	—	—	1	1	5	
10	15	3	3	11	16	8	8	4	4	9	10	2	6	31	30	101	
2	10	5	1	9	25	10	6	1	2	2	11	2	1	31	52	184	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	(1)	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	8	
—	—	—	—	2	1	—	—	1	—	—	2	—	—	—	5	18	
—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	(1)	3	
—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	(11)	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	6	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	
11	19	2	2	33	26	16	10	7	10	6	9	1	9	23	61	105	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	1	1	2	Южн. Америка
—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	1	—	1	—	1	2	
—	3	—	—	4	2	—	—	—	—	—	3	—	—	12	6	33	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	5	—	5	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	(1)	Южн. Америка
23	47	10	6	61	71	34	25	13	16	22	43	5	17	106	165	488	
3	4	3	3	7	6	3	4	4	3	6	8	3	4	8	13	17	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	1	(3)	Бирма
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	(1)	Южн. Америка
67	116	22	22	163	165	82	68	44	49	102	198	31	71	272	336	1252	
9	12	7	6	17	17	9	11	9	8	13	22	7	12	22	26	40	

континентам. На территориях большинства стран и республик СССР, упомянутых в таблице 7, преобладают виды и роды семейства *Ustilaginaceae*. Исключением являются Англия и Карельский перешеек, где больше видов и родов семейства *Tilletiaceae*. В Румынии, Финляндии, Украинской ССР и СССР (в целом) при большем количестве видов *Ustilaginaceae* более разнообразен состав родов *Tilletiaceae*. В некоторых странах мира (Италия, Иран, Китай) и Ленинградской области одинаковое количество родов в обоих семействах. Дальнейшие исследования позволят найти объяснение этим фактам.

Остановимся на показателях родового и видового сходства флоры головневых грибов Казахстана с таковой других территорий (табл. 8).

Таблица 8

Родовое и видовое сходство головневых грибов Казахстана с другими республиками СССР и странами мира

Республики СССР и страны мира	Всего		Из них % общ. с казахст.	
	родов	видов	родов 17	видов 165
Узбекская ССР	11	68	100	79
Туркменская ССР	8	49	100	71
Киргизская ССР	9	82	100	62
Азербайджанская ССР	7	67	100	61
Литовская ССР	13	75	84	59
Украинская ССР	20	156	75	46
В СССР	25	336	65	49
Финляндия	19	174	74	40
Румыния	22	208	64	37
Китай	13	102	69	27
Индия	22	198	57	15
В мире	40	1252	43	13

Как можно было ожидать, цифровые данные таблицы 8 показывают наибольшее сходство головневых грибов Казахстана (как в составе родов, так и видов) с микофлорой сопредельных республик Средней Азии. Территории, более отдаленные от Казахстана, хотя и имеют довольно большой процент общих родов, но виды в большинстве случаев совершенно другие. Это в свою очередь говорит о специфичности флоры головневых грибов Европы, Средней, Восточной и Южной Азии.

Глава IV.

К ИСТОРИИ ФОРМИРОВАНИЯ МИКОФЛОРЫ КАЗАХСТАНА

Палеомикология, изучающая грибные организмы минувших геологических периодов, за последнее время стала привлекать к себе все большее внимание исследователей. Имеющиеся данные (Felix, 1894; Meschinelli, 1898; Seward, 1898; Weiss, 1904; Osborn, 1909; Kidston and Lange, 1921; Edwards, 1922; Bradley, 1931; Ячевский, 1933; Potonie, 1934; Potonie und Venitz, 1934; Stach, 1934; Pop, 1936; Thiergardt, 1937, 1940; Drath, 1939; Криштофович, 1941, 1957; Cookson, 1947; Баранов, 1948; Чигуряева, 1951, 1953, 1956; Chandra, 1954; Gothan und Wayland, 1954; Stach und Chandra, 1956; Stach und Pickardt, 1957; Benes, 1956, 1958, 1959, 1960 и др.) свидетельствуют о том, что комплексы фоссильных грибов различных периодов отличаются между собой. Однако эти материалы еще крайне недостаточны для решения вопроса об исторических путях формирования микофлоры, в частности на территории Казахстана. Поэтому для решения интересующего нас вопроса мы будем пользоваться и косвенными данными, основанными как на современной микogeографии, так и на географии других ныне живущих и ископаемых групп растений, параллельно с которыми грибы и особенно паразиты эволюционировали.

Характер микофлоры и закономерности ее распределения на территории Казахстана можно понять на фоне исторических изменений. История формирования микофлоры не отделима от геологической истории и особенностей палеозойских, мезозойских и особенно кайнозойских флор, так как «в проблеме происхождения современной растительности наибольшее значение имеет эпоха, с которой современность связана преемством развития» (Коровин, 1961, стр. 20).

Геологическая история и геологическое строение Казахстана, а также ископаемые флоры этой своеобразной территории издавна интересовали и интересуют многих ученых. Неко-

торые итоги этих исследований даны в обзорных статьях Е. Д. Шлыгина (1952) и В. С. Корниловой (1959), которые, в известной мере, облегчат нашу задачу.

Палеозой

Палеозойская эра считается кульминационным периодом развития грибов (Ячевский, 1933). На протяжении этой эры на территории Казахстана неоднократно изменялась конфигурация суши и моря, что было обусловлено движениями земной коры и размывающим действием моря.

В кембрии и нижнем силуре во многих местах территория Казахстана представляла мелкое море, над которым возвышались острова, возникшие в результате допалеозойской и салаирской складчатостей. В кембрийских отложениях обнаружены мутовчатые сифоновые водоросли, описанные К. В. Кордэ (1950). В. П. Маслов (1956) относит их к водорослям неясного систематического состава.

В течение верхнего силура территория Казахстана, занятая морем, постепенно уменьшается, и в конце этого периода вновь начались движения земной коры. В силурийских отложениях найдены синезеленые водоросли, отлагающие известь, и зеленые водоросли (Маслов, 1956). На ныне живущих водорослях различных систематических групп обитает довольно разнообразный состав низших грибов. Можно предположить, что они сопутствовали водорослям, произраставшим и в силурийских водоемах.

К началу девонского периода море ушло почти со всей территории Казахстана, на которой возвышались горные хребты и господствовал континентальный климат. Однако с верхов нижнего девона и в середине верхнего девона наблюдается новый этап наступления моря. Исследования М. А. Сенкевич (1956, 1957, 1961) позволяют проследить переход флоры верхнего силура к нижнему девону. Если в нижнем девоне характерно разнообразие псилофитов, то в среднем и верхнем девоне на территории Казахстана широкого распространения и видового разнообразия достигли плауновые, что, по мнению В. С. Корниловой (1959), является региональной особенностью. В некоторых отложениях этого периода отмечаются и бурые водоросли (Маслов, 1956).

Исследования Р. Кидстона и В. Ланга (Kidston and Lange, 1921) показывают, что ископаемые грибы уже не были редкостью в девонских слоях, хотя отпечатки их большей частью плохо сохранились. Имеются также указания о нахождении фикомицетов (*Achlytes*, *Palaeachlya*) в кораллах и фораминиферах силурийского и девонского периодов.

Большой научный интерес представляет нахождение на ны-

не живущих плауновых рода *Selaginella* головневых грибов *Melanotaenium selaginellae* P. Hennings and E. Nyman и *M. oreophilum* Sydow. Род *Selaginella* очень обширен. К нему относятся около 700 видов. Это тропические кустарники или вьющиеся и травянистые растения, жители сырых и тенистых мест, но имеются виды, приспособленные к сухому климату (Голенкин, 1937). Многие известны в ископаемом состоянии в каменноугольных, юрских, нижнемеловых и третичных отложениях (Криштофович, 1957). Можно допустить, что близкие к ныне встречающимся головневым грибам паразитировали и на предках современных селягинелл, живших в палеозое (табл. 9).

Таблица 9

Семейства питающих растений, на видах которых зарегистрированы головневые грибы, и нахождение их отдаленных предков с палеозоя

Семейства питающих растений	Семейства и роды грибов	
	USTILAGINACEAE	TILLETIACEAE
Пермский и каменноугольный		
<i>Ricciaceae</i>	—	<i>Tilletia</i>
<i>Fossombroniaceae</i>	—	<i>Tilletia</i>
<i>Anthocerotaceae</i>	—	<i>Tilletia</i>
<i>Bryaceae</i>	—	<i>Tilletia</i>
<i>Sphagnaceae</i>	—	<i>Tilletia</i>
<i>Selaginellaceae</i>	—	<i>Melanotaenium</i>
Всего 6	—	2
Девонский		
—	—	—
Силурийский		
—	—	—
Кембрийский		
—	—	—

В конце нижнего карбона наблюдается новый этап наступления моря на сушу и возникают благоприятные условия для накопления углей и пышного развития каменноугольной растительности. Это свидетельствует о наличии в Казахстане теплого климата. К среднему карбону возобновляются тектонические движения, которые приводят к отступлению моря и возникновению новых хребтов. В верхнем карбоне море вновь увеличивается на востоке Казахстана.

Флора времени формирования угленосной толщи в различных отложениях карбона на территории Казахстана представлена плауновыми, в том числе и лепидодендронами, папоротниками, птеридоспермами, каламитами, кордаитами и кордаитоподобными, а также хвойными, в том числе *Protopodocar-*

pus, *Paleopinus*, *Paleopiceae* и другие (Любер, 1955—1957; Борсук, 1935—1957; Радченко, 1954; Мураховская, 1956 и др.). Смешанный состав этой флоры, состоящий из субтропических вестфальских и умеренных тунгусских элементов, позволил обнаружить наличие Вестфальской флористической области в Северной Азии и выделить для карбона на широте г. Караганды особую Казахстанскую флористическую провинцию (Корнилова, 1959).

Из каменноугольных отложений различных мест мира известны фикомицеты (*Palaeachlya*, *Palaeomycites*, *Mucoriidium*, *Peronosporites*, *Mucorites*), *Protomycetales* (*Protomyces*), базидиомицеты (*Dactyloporus*, *Boletus*, *Archagaricon*, *Uredinales* (*Teleitosporites*) и т. п. (Ячевский, 1933).

В 1956 г. нам был передан из Института геологии АН КазССР окаменелый гриб для определения. Он был прислан туда краеведческим кружком Вишневской средней школы Целинного края. Этот гриб выпал из крупной глыбы карагандинского угля во время ее раскалывания. Он был хорошей сохранности и отнесен нами к современному роду *Pleurotus*, виды которого обычно обитают на древесном субстрате. Плодовое тело довольно крупное, 9×7 см, ножка эксцентричная, 3,5 см длиной и 2 см шириной; гименофор ясно различим и состоит из очень часто расположенных пластинок, края которых не ровные, а слегка волнистые. При соскобе с поверхности пластинок в препарате под микроскопом были различимы и споры. По всем имевшимся признакам ископаемый гриб оказался очень близким к современному виду *Pleurotus lignatilis* Fr., обычно обитающему на древесине хвойных и лиственных пород в Европе, Северной Америке и Северной Азии. Выше упоминалось, что в составе флоры Карагандинского угольного бассейна были и хвойные. Это позволяет сделать вывод о том, что на хвойных палеозоя уже развивались грибы рода *Pleurotus*, очень близкие к современным.

Конрад Бенеш (1954, 1956, 1958, 1960) на основании личных исследований приходит к выводу о том, что при палеомикологическом изучении верхнепалеозойских углей больше всего данных было получено по некоторым аскомицетам и несовершенным грибам. Факты показали, что в период от вестфальского яруса до перми грибные формы (фунгиниты) обедняются качественно, но не количественно, что, естественно, требует дальнейшей проверки.

Верхнекарбоновый период сменяется пермским, когда на территории Казахстана, возможно, кратковременно проникало пермское море и имели место тектонические движения. Климат был жарким и сухим в Западном и Центральном Казахстане и более влажным, морским на востоке республики (Шлыгин, 1952). Растительность этого периода была пред-

ставлена кордаитами и хвойными (Любер, 1957; Ржаникова, 1957). В отложениях пермского периода различных мест обнаружены пиреномицеты (Ячевский, 1933) и микоризы (Криштофович, 1957).

Среди палеозойского комплекса грибных форм некоторые остатки, судя по изображениям в работе Конрад Бенеша (1960), напоминают и хламидоспоры головневых грибов.

Новейшие исследования М. Ф. Нейбург (1960) существенно дополнили имевшийся пробел в палеонтологической документации листостебельных мхов, что позволило наметить историю развития этой группы растений с верхнего карбона. Обнаруженные ниже- и верхнепермские мхи относятся к *Bryales*, *Sphagnales* и *Protosphagnales*. В связи с этим не лишены интереса факты нахождения головневых грибов на мхах: *Tilletia abscondita* Sydow на *Anthoceros*; *T. chrysosplenium* v. Höhnelt на *Bryum* и *T. sphagni* Nawaschin на *Sphagnum*. Некоторые микологи (Bauch, 1938; Zundel, 1953) сомневаются в правильности отнесения грибов, обитающих на мхах, к головневому и высказывают мысль: не являются ли эти грибы несовершенной стадией дискомицета *Helotium*? В условиях Казахстана мы пока этих грибов не нашли. Во время наших исследований на живых мхах мы находили миксомицеты сем. *Physaraceae*, которые обитали не в коробочках, как головневые грибы, а на листочках и стеблях. Миксомицеты — очень древние организмы, и можно думать, что они сопутствовали мхам на всем протяжении их исторического развития. Что же касается упомянутых головневых грибов на мхах, то Я. И. Лиро (Liro, 1938) считает вид, описанный Х. и П. Сидовыми в 1903 г., и вид, обнародованный фон Гонелем в 1904 г., одним и тем же видом, который был описан С. Г. Навашиным в 1890 г. под названием *Tilletia sphagni* и впоследствии обнаруженным на различных видах мхов следующих родов: *Anthoceros*, *Blyttia*, *Bryum*, *Riccia*, *Ricciocarpus*, *Sphagnum*. Правда, сам С. Г. Навашин до исследования прорастания хламидоспор у этого организма относит его условно к роду *Tilletia*. В случае нахождения гриба в Казахстане мы еще вернемся к нему.

Мезозой

В мезозойской эре, как и в палеозойской, неоднократно менялась конфигурация моря и суши на территории Казахстана. В триасе суша имела здесь наибольшее распространение. На западе из Средиземноморской геосинклинали море проникало в Урало-Эмбенский платформенный район; а в других местах республики площадь моря ограничилась узкими полосами геосинклиналей (Шлыгин, 1952). В сохранившихся растительных остатках этого периода отмечаются плауновые и

хвойные. Из первых упоминаются виды рода *Pleuromeia* порядка *Isoëtales* (Сикстель, 1960). Одни ботаники относят этот порядок к плауновым, а другие — к папоротникообразным. На ныне живущем *Isoëtes lacustris* L., распространенном в Европе и Западной Сибири, где произрастает на дне озер, обнаружен головневый гриб *Entorrhiza isoëtes* (Rostrup) Liro. Он паразитирует у основания листьев и в микроспорах. Виды рода *Isoëtes*, по мнению А. Н. Криштофовича (1941, 1957), представляют исключительный интерес как прямой потомок палеозойских лепидофитов. Возможно, и от них, а также и от более близких предков, изредка встречающихся в третичных отложениях Европы и Азии, современные виды заимствовали восприимчивость к головневым грибам. О том, что виды рода *Entorrhiza* очень древние, свидетельствует и тот факт, что гриб был обнаружен один только раз в Дании в 1900 г. Впервые он был описан Фр. Г. Е. Рострупом в 1905 г. и отнесен к роду *Ustilago*, а затем Я. И. Лиро (1934, 1938) перенес его в род *Entorrhiza*. Ископаемые остатки *Isoëtes* известны и из третичных отложений Восточного Казахстана. Это позволяет предположить и наличие гриба на растениях, живших в то время в Казахстане, а в настоящее время пока не обнаруженных, как и самого питающего растения.

В течение юрского периода море, как и в триасе, имелось в Западном Казахстане, а к верхнеюрскому времени оно распространилось на север до Актюбинска и слилось с южным морем на юге (Мангышлак). Верхнеюрское море проникло в Казахстан и со стороны Западно-Сибирской низменности (Шлыгин, 1952). Флора этого периода характеризуется своеобразным составом. В различных местонахождениях ископаемых юрских флор, с одной стороны, отмечены папоротниковые и гинкговые — обычные элементы Сибирской флористической области, а с другой — цикадовые, беннетитовые и хвойные, свойственные субтропическим флорам Индо-Европейской области юрского периода (Орловская, 1958; Мураховская, 1956; Турутанова-Кетова, 1930—1950; Брик, 1952 и др.). Это, по мнению В. С. Корниловой (1959), свидетельствует об изменении климата в сторону большей сухости и соответственно юрской флоры — в сторону ее ксерофитизации.

Головневые грибы известны и на ныне живущих папоротниках сем. *Polypodiaceae* (*Entyloma nephrolepidis* Rasiborski на видах *Nephrolepis*), немногочисленные представители которых найдены в отложениях верхней юры и особенно представлены в отложениях третичного периода и наиболее распространены в настоящее время в тропиках и субтропиках (Криштофович, 1941, 1957; Буш, 1959; Мейер, 1947). Они также зарегистрированы и на растениях семейств *Nymphaeaceae* (виды следующих родов грибов: *Entyloma*, *Rhamphosporo-*

ra, *Doassansia*) и *Tiliaceae* (*Pericladium*), предки которых встречаются в юрских отложениях. Можно предположить, что виды упомянутых родов головневых грибов эволюционировали одновременно со своими питающими растениями и дошли до нас в некотором обедненном составе (роды *Pericladium* — 2 вида, *Rhizophora* — 1 вид) и в относительно большем числе видов (*Doassansia* — 35, *Entyloma* — около 200). Эволюция последнего рода головневых грибов, хотя и древнего, еще не закончена, так как в настоящее время продолжают обнаруживаться новые виды на относительно эволюционно молодых питающих растениях, относящихся к сем. сложноцветных (Шварцман, 1960).

В меловом периоде на территории Казахстана вновь происходят перемещения суши и моря. Последнее в верхнем мелу получает наиболее широкое распространение. В это время вся западная часть Казахстана до западной окраины Казахской складчатой страны покрылась водами верхнемелового моря, которые через Тургайскую впадину соединились с меловым бассейном, существовавшим в Западно-Сибирской низменности.

Меловые флоры в различных местонахождениях Казахстана представлены папоротниками, мелколистными формами покрытосеменных, а в составе верхнеальбских флор — цветковыми с крупной листовой пластинкой при значительном сокращении папоротников, цикадофитов и гинкговых (Вахрамеев, 1946, 1952). Самая молодая меловая флора характерна платаново-широколиственными насаждениями мезофильного типа, с господством покрытосеменных при почти полном отсутствии папоротников и хвойных (Ярмоленко, 1935).

Результаты изучения меловых флор позволили В. А. Вахрамееву (1947, 1952, 1957) прийти к заключению о том, что происшедшая в конце юры и в начале нижнего мела аридизация климата центральной части Азии и Северной Америки местами уничтожила мезофильную юрскую флору (папоротники, саговики, беннетиты). Это облегчило цветковым растениям, спустившимся с гор и возвышенностей, завоевать обширные пространства. Мелколистные древние покрытосеменные к началу верхнего мела сменились широколиственными видами. Позднее цветковые из средних широт проникли в тропики и бореальные области (Корнилова, 1959).

Согласно исследованиям К. Бенеша (1960), в мезозойских углях чешского мела обнаруживаются представители ржавчинных грибов. Много остатков уредо- и телейтоспор есть в угольных фациях камышовых и травяных болот. Среди изображений фосильных грибов, помещенных в его работе, мы различили и хламидоспору типа *Tilletia*, что вполне согласуется с растительным сообществом.

Семейства питающих растений, на видах которых зарегистрированы
головневые грибы, и нахождение их отдаленных предков с мезозоя

Семейства питающих растений	Семейства и роды грибов		
	USTILAGINACEAE	TILLETIACEAE	GRAPHIO- LACEAE
1	2	3	4
Меловой			
<i>Cupressaceae</i>	<i>Ustilago</i>	—	—
<i>Sparganiaceae</i>	—	<i>Entyloma</i> , <i>Burrillia</i>	—
<i>Alismataceae</i>	—	<i>Doassansia</i> , <i>Burrillia</i>	—
<i>Gramineae</i>	<i>Ustilago</i> , <i>Cintractia</i> , <i>Tranzscheliella</i> , <i>Franzpetrakia</i> , <i>Testicularia</i> , <i>Sphacelotheca</i> , <i>Farysia</i> , <i>Soro-</i> <i>sporium</i> , <i>Thecapho-</i> <i>ra</i> , <i>Tolyposporium</i> , <i>Tolyposporella</i>	<i>Neovossia</i> , <i>Tilletia</i> , <i>Entyloma</i> , <i>Melanotaenium</i> , <i>Urocystis</i>	<i>Shropshiria</i>
<i>Palmae</i>	—	—	<i>Graphiola</i>
<i>Araceae</i>	—	<i>Melanotaenium</i>	—
<i>Liliaceae</i>	<i>Ustilago</i> , <i>To-</i> <i>lyposporella</i>	<i>Entyloma</i> , <i>Tuburcinia</i> , <i>Urocystis</i> , <i>Doassansia</i>	—
<i>Dioscoraceae</i>	—	<i>Urocystis</i>	—
<i>Salicaceae</i>	—	<i>Entyloma</i>	—
<i>Moraceae</i>	<i>Ustilago</i>	—	—
<i>Urticaceae</i>	<i>Ustilago</i> , <i>Thecaphora</i>	<i>Entyloma</i>	—
<i>Aristolochiaceae</i>	—	<i>Entyloma</i>	—
<i>Menispermaceae</i>	—	<i>Entyloma</i>	—
<i>Lauraceae</i>	<i>Ustilago</i>	—	—
<i>Rosaceae</i>	<i>Ustacystis</i>	—	—
<i>Leguminosae</i>	<i>Ustilago</i> , <i>Thecaphora</i>	—	—
<i>Callitrichaceae</i>	—	<i>Entyloma</i>	—
<i>Vitaceae</i>	<i>Mycosyrinx</i>	—	—
<i>Myrtaceae</i>	<i>Tolyposporium</i> , <i>Ustilago</i>	<i>Entyloma</i>	—
<i>Onagraceae</i>	<i>Ustilago</i>	<i>Doassansia</i>	—
<i>Umbelliferae</i>	<i>Thecaphora</i> , <i>Tolyposporium</i>	<i>Entyloma</i>	—
<i>Ericaceae</i>	—	<i>Entyloma</i>	—
<i>Plantaginaceae</i>	—	<i>Entyloma</i>	—
Всего 23	13	8	2

1	2	3	4
Ю р с к и й			
<i>Polypodiaceae</i>	—	<i>Entyloma</i>	—
<i>Nymphaeaceae</i>	—	<i>Entyloma</i> , <i>Rhamphospora</i> <i>Doassansia</i>	—
<i>Tiliaceae</i>	<i>Pericladium</i>	—	—
Всего 3	1	3	—
Т р и а с о в ы й			
<i>Isoëtaceae</i>	—	<i>Entorrhiza</i>	—
Всего 1	—	1	—
Всего в мезозое 27	14	10	2

В меловом периоде, по сравнению с предыдущими, мы наблюдаем резкое увеличение семейств питающих растений, на ныне живущих видах которых отмечены головневые грибы весьма разнообразного родового состава, что видно из данных таблиц 9 и 10. Из них следует, что на видах различных родов 23 семейств питающих растений, отдаленные предки которых уже были известны в меловом периоде, паразитируют головневые грибы трех семейств: *Ustilaginaceae* с 13 родами, *Tilletiaceae* с 8 родами и *Graphiolaceae* с 2 родами. Обратил на себя внимание и тот факт, что только на злаках паразитируют головневые грибы трех упомянутых семейств, между тем как на лилейных, крапивных, онагриковых и зонтичных зарегистрированы грибы первых двух семейств. Среди питающих растений преобладают семейства, на видах которых обитают только грибы одного из семейств: *Ustilaginaceae* — 8 или *Tilletiaceae* — 8.

Что же касается состава родов в каждом семействе, то у первых преобладают виды рода *Ustilago*, а у вторых — *Entyloma*. Это наводит на мысль: не были ли виды этих родов наиболее распространены и на растениях, живших в меловом периоде, а виды остальных родов имели несколько ограниченное распространение, так как расцвет их, возможно, приходится на более молодое геологическое время. Из монотипных родов или имеющих в настоящее время небольшое количество видов назовем:

Tranzscheliella с единственным видом *T. otophora* Lavrov, обитающим на видах *Stipa*. Это типичный туранский, древне-средиземноморский вид.

Franzpetrakia с единственным видом *Fr. microstegiae* Pavgi et Thirumalachar, поражающим колоски соцветий *Microstegia* в Индии.

Testicularia объединяет три вида, из которых один обитает на злаках в Аргентине и Алжире — *T. leersiae* Cogni на *Leersia*, а остальные два — на осоковых: один — в Бразилии, а другой — в Северной Америке.

Farysia, виды которого поражают осоковые, а один — злаки — *F. barberi* (Mundkur) Zundel на *Cymbopogon* в Индии.

Tolyposporella, немногие виды которого приурочены к некоторым злакам, обитающим в Северной Америке, и по одному в Индии и Казахстане: *T. Semenoviana* Lavrov на *Polypogon maritimus* Willd., *P. monspeliensis* (L.) Desf. Один только вид известен на лилейных: *T. nolinae* Clinton на *Nolina*.

Ustacystis с единственным видом *U. waldsteiniae* (Peck) Zundel на *Rosaceae*, видах *Geum* в Албании и *Waldsteinia* в Северной Америке.

Mycosyrinx с единственным видом *M. cissi* (DC.) G. Beck на *Vitaceae*, видах *Cissus* в Сан-Доминго, Перу, Колумбии и т. п.

Современные ареалы упомянутых родов свидетельствуют о их большой древности.

К редким и интересным флористическим находкам, кроме упомянутых, следует отнести обнаружение головневого гриба *Ustilago Fussii* Niessl на *Juniperus nana* L. Это первый случай нахождения представителя *Ustilaginales* на *Coniferales* сем. *Cupressaceae*, остатки которого известны с юрского и мелового периодов; правда, виды рода *Juniperus* более достоверны с третичного периода (Криштофович, 1941, 1957; Мейер, 1947). Назовем также головневые грибы, зарегистрированные на ныне живущих лавровых: *Ustilago Inouyei* (P. Hennings and Shirai) S. Ito and Yashinaga на *Machilus* и *Ustilago Onumaе* (Shirai) S. Ito на *Cinnamomum*. Ископаемые остатки последнего известны с мела и весьма близки к современным видам. В этом отношении следует упомянуть и грибы, паразитирующие на современных миртовых, обитающих в основном в тропической зоне и в Австралии, где род *Eucalyptus* имеет значение как лесобразующая порода, насчитывающая более чем 400 видов. Из головневых грибов известны: *Ustilago Vriesiana* P. Vuillemin на *Eucalyptus*; *Tolyposporium Rodwayi* Mc Alpine на *Leptospermum* (*Ustilaginaceae*) и *Entyloma eugenarum* Cooke and Masee, E. (?) *paradoxum* H. and P. Sydow на *Eugenia* (*Tilletiaceae*). Широкое распространение видов этого семейства в Европе и Америке с мелового периода не вызывает сомне-

ния. Плоды *Leptospermites* обнаружены в отложениях палеоцена. Широкое распространение представителей *Myrtaceae* в эоцене связано с жарким континентальным климатом, где оно приобретает особое разнообразие (Криштофович, 1957). Можно предположить, что современные растения унаследовали эти грибы от своих отдаленных предков. Упомянутые виды встречаются редко, что свидетельствует об их вымирании.

Видов рода *Burrillia* (сем. *Tilletiaceae*) известно 5, из них два паразитируют на растениях сем. *Alismataceae* и по одному — на видах семейств *Sparganiaceae*, *Gentianaceae* и *Scrophulariaceae*. Остатки последних двух семейств известны с неогена третичного периода.

Семейство *Graphiolaceae* объединяет два рода — *Graphiola* и *Shropshiria*. Немногие виды первого развиваются на пальмовых, а второго — на бамбуковых в Китае, Индии, Бирме, Панаме и т. п. Например: *Graphiola phoenicis* (Moug.) Poiteau на видах *Phoenix*, *Thrinax*; *G. borasi* Sydow and Butler на *Borassus*; *Shropshiria* на *Chusquea*. Возможно, во время расцвета пальмовых и бамбуковых виды упомянутых выше двух родов головневых грибов имели наибольшее распространение. Одновременно на бамбуковых (*Arundinaria*, *Bambusa*, *Phyllostachya*, *Sasa*, *Sasaella*) в меловом периоде, возможно, развивался гриб *Ustilago Shiraiana* P. Hennings, известный в настоящее время на видах названных родов.

Обращает на себя внимание тот факт, что наиболее древние ныне живущие питающие растения, на видах которых обнаружены головневые грибы, относятся к различным жизненным формам: деревьям, кустарникам, лианам, многолетним и однолетним травам.

В окаменелой древесине, найденной в отложениях мелового периода, обнаружены грибы *Criptosphaeria* и *Pleosporites*, а также повреждения *Trametites* — мелового аналога, губительного для современных лесных древесных пород гриба *Trametes* (Криштофович, 1957).

Кайнозой

Третичный период

В кайнозойской эре палеогеография Казахстана испытала ряд существенных изменений, приведших к созданию современного рельефа на обширной территории республики. Если в нижнетретичную эпоху, как и в верхнем мелу, площади Западного, Северного и южной окраины Казахстана остаются под морем, причем оно даже увеличивает свои размеры, то в неогене море резко уменьшается: осушаются территории северной окраины, Тургайской впадины и Каратау.

В верхнетретичную эпоху море присутствует в районах Приаралья, частично Мангышлака, Устюрта и Урало-Эмбы. В конце этой эпохи начинают возвышаться хребты Тянь-Шаня и Алтая, вскоре покрываемые ледниками. На севере в результате оледенения перестраивается речная сеть, и в четвертичном периоде Казахстан приобретает современный рельеф (Шлыгин, 1952).

Как отмечает В. С. Корнилова (1959), не все кайнозойские флоры одинаково изучены в Казахстане. Наиболее изучены флоры палеогена, значительно меньше — флоры неогена и четвертичного периода.

В продолжение палеогена на участках суши равнинного Казахстана сформировалось два типа флор, последовательно сменявших друг друга: субтропическая «Полтавская» (палеоцен—эоцен) и умеренная артротретичная, или «Тургайская» (олигоцен).

В нижнем палеогене происходит становление и развитие субтропической вечнозеленой флоры. На ныне живущих питающих растениях, предки которых известны из палеоцена, обитает разнообразный состав головневых грибов. Суммированные данные представлены в таблице 11. Как видно, на видах растений, относящихся к 14 семействам, обнаружены грибы, принадлежащие 23 родам. Из них 12 были уже известны на растениях, отдаленные предки которых находили в мезозое, а 9 родов головневых грибов появились вновь: *Cintractiella*, *Cintractiomyxa*, *Platenella*, *Schizonella*, *Pericladium*, *Mundkurella* (*Ustilaginaceae*), *Kunzeomyces*, *Entorrhiza*, *Tracya* (*Tilletiaceae*). За исключением предпоследнего рода, насчитывающего три вида, большая часть упомянутых являются монотипными или объединяют два вида.

Наиболее разнообразен состав родов головневых грибов на видах семейства осоковых, в известной мере родственных злаковым, с которыми они имеют ряд общих родов.

Ископаемые флоры эоцена Казахстана характеризуются преобладанием субтропических и тропических элементов, характерных для Полтавской флористической провинции (развитие вечнозеленых деревьев и кустарников с присутствием пальмы *Sabal*, бамбуков, бананов и т. п. Широколиственные породы, встречающиеся здесь, возможно, являются аazonальным включением). Наличие довольно большого количества папоротников в составе флоры указывает на существование во время накопления изучаемых эоценовых осадков лесных ландшафтов. Последние, очевидно, были сформированы вечнозелеными дубами, циннамоном, лаврами, а под пологом их обильно росли папоротники и девальквея. Вдоль берегов рек, на сырых и заболоченных местах произрастали заросли древоидных злаков (*Bambusae*). Наряду с лесными ландшафтами

Семейства питающих растений, на видах которых зарегистрированы головневые грибы, и нахождение их отдаленных предков в палеоцене

Семейства питающих растений	Семейства и роды грибов	
	USTILAGINACEAE	TILLETIACEAE
<i>Hydrocharitaceae</i>	—	<i>Tracya</i>
<i>Eriocaulaceae</i>	<i>Ustilago, Tolyposporium</i>	—
<i>Cyperaceae</i>	<i>Ustilago, Cintractia, Cintractiomyxa, Cintractiella, Planetella, Testicularia, Sphacelotheca, Farysia, Schizoneella, Sorosporium, Thecaphora, Tolyposporium</i>	<i>Kunzeomyces, Entyloma, Entorrhiza, Urocystis</i>
<i>Lemnaceae</i>	—	<i>Tracya</i>
<i>Bromeliaceae</i>	<i>Ustilago</i>	—
<i>Juncaceae</i>	<i>Ustilago, Cintractia, Sorosporium, Tolyposporium</i>	<i>Entorrhiza, Urocystis, Doassansia</i>
<i>Piperaceae</i>	<i>Pericladium</i>	—
<i>Saxifragaceae</i>	—	<i>Entyloma, Urocystis</i>
<i>Euphorbiaceae</i>	<i>Ustilago</i>	<i>Tilletia</i>
<i>Araliaceae</i>	<i>Mundkurella</i>	—
<i>Gentianaceae</i>	<i>Ustilago</i>	<i>Burrillia</i>
<i>Labiatae</i>	<i>Ustilago</i>	<i>Melanotaenium</i>
<i>Rubiaceae</i>	<i>Thecaphora</i>	<i>Melanotaenium</i>
<i>Compositae</i>	<i>Ustilago, Thecaphora</i>	<i>Entyloma, Melanotaenium</i>
Всего 14	14	9

встречались и безлесные, в сложении которых принимали участие представители *Chenopodiaceae* и *Ephedra*. Характер растительных остатков эоцена свидетельствует о том, что в это время существовал жаркий и влажный климат, с наличием сухих сезонов года (Корнилова, 1959; Абузярова, 1954).

Микроскопические остатки грибов из эоценовых отложений различных мест очень скудны, однако и они говорят о распространении как паразитных, так и сапрофитных видов, относящихся к пиреномицетам, дискомицетам, несовершенным грибам и др. (Ячевский, 1933; Чигуряева, 1953; Lamotte, 1952).

Просматривая изображения фоссильных грибов в работе А. А. Чигуряевой (1953), мы обратили внимание на вторую таблицу и рисунки 7, 8, 11 и 12. Судя по описаниям и приведенным размерам, эти изображения очень напоминают хламидоспоры головневых грибов рода *Entyloma*. В работе они обозначены как «покоящийся мицелий (?)», «покоящаяся спора (?)» и т. п.

На видах ныне произрастающих растений, относящихся к различным семействам, известным и из отложений эоцена,

обнаружены грибы различных систематических групп, в том числе головневые. К семействам, известным из более древних периодов, добавляются приведенные в таблице 12.

Таблица 12

Семейства питающих растений, на видах которых зарегистрированы головневые грибы, и нахождение их отдаленных предков с эоцена		
Семейства питающих растений	Семейства и роды грибов	
	USTILAGINACEAE	TILLETIACEAE
Potamogetonaceae	Thecaphora	Doassansiopsis, Doassansia
Convolvulariaceae	—	Urocystis
Amaryllidaceae	—	Tubercinia, Urocystis
Restionaceae	Thecaphora, Polypodium	—
Chenopodiaceae	Thecaphora	Entyloma, Glomosporium
Amaranthaceae	Thecaphora	Glomosporium
Berberidaceae	—	Entyloma
Geraniaceae	—	Entyloma, Melanotaenium
Oxalidaceae	Ustilago	Urocystis
Malvaceae	—	Entyloma, Doassansia
Convolvulaceae	Thecaphora	Entyloma
Solanaceae	Thecaphora	Entyloma, Polysaccopsis
Всего 12	3	8

На упомянутых 12 семействах питающих растений зарегистрированы виды 11 родов головневых грибов, большая часть которых относится к сем. *Tilletiaceae*. Среди них преобладают виды рода *Entyloma*, а в сем. *Ustilaginaceae* — рода *Thecaphora*. Виды восьми родов ныне паразитируют и на растениях, остатки семейств которых были уже известны с мезозоя и палеоцена. Впервые отмечаются три рода: *Glomosporium*, *Doassansiopsis* и *Polysaccopsis*. К первому относятся два вида, ко второму — один, а к третьему — шесть.

Нахождение пыльцы типа *Restionaceae* в отложениях эоцена Казахстана, впервые отмеченных для СССР (Абузярова, 1954), на видах которых в настоящее время обитают головневые грибы, представляет большой научный интерес. Виды этого семейства распространены в Южной Африке, Австралии и отдельные представители — в юго-восточной Азии и Северной Америке. У видов сем. *Restionaceae* облик злаков, в связи с чем ботаники высказывают предположение, что тип *Gramineae* произошел от типа *Restionaceae*. В таком случае можно предположить, что злаки могли унаследовать от *Restionaceae* восприимчивость к головневым грибам.

Из отложений эоцена Северной Америки упоминаются виды следующих родов грибов: *Spegazzinites*, *Sclerotites*, *Caenomycea*, *Cladosporites*, *Pestalozzites*, *Sphaerites* (Lamotte, 1952).

На основании изучения растительных остатков различных местонахождений олигоценовых флор Казахстана ботаники (Криштофович, 1930—1956; Корнилова, 1950—1959; Абузярова, 1954—1955 и др.) восстановили возможное существование следующих ландшафтов.

В одних местах имели место болотные леса, хвойно-широколиственные леса и травяно-кустарниковые пространства ксерофильного типа. Флора носила смешанный характер из Тургайских (*Populus, Castanea, Fagus, Ulmus, Betula, Alnus, Zelkova, Corylus, Juglans, Acer* и др.) и Полтавских (*Myrtaceae, Sterculiaceae, Ilex, Cinnamomum, Laurus, Sassafras, Pistacia* и др.) элементов, сохранившихся с эоцена, в более благоприятных условиях под пологом лесных группировок.

Нахождение пыльцы *Welwitschia* в олигоценовых отложениях Казахстана (Чигурьева, 1951, 1956; Абузярова, 1954) свидетельствует о широком распространении в начале третичного периода пустынной флоры, что подтверждает мнение В. А. Вахрамеева (1947) о наличии пустынь на Азиатском континенте в меловое и третичное время. Упомянутый род относится к классу *Gymnospermae* — Голосеменных, порядку *Gnetales* — Хвойниковых и семейству *Welwitschiaceae*. Единственный ныне живущий вид *Welwitschia mirabilis* Hook. представляет собой пример консервативного реликта и эндема. Это «живое ископаемое» обитает в пустыне Дамарленда (Наиб) в Юго-Западной Африке. Здесь же на нем найден и головневый гриб *Ustilago welwitschiae* Bresadola. Можно предположить, что этот гриб сопутствует питающему растению с эоценовой эпохи, когда оно имело значительно больший ареал, чем в настоящее время.

В других местах характерно преобладание бореальных хвойных (*Abies, Tsuga, Picea, Larix, Cedrus, Pinus, Taxodium, Sequoia, Cupressaceae* и т. п.) и широколиственных листопадных пород (*Salix, Juglans, Pterocarya, Alnus, Corylus, Carpinus, Quercus, Fagus, Castanea, Ulmus, Celtis, Magnolia, Laurus, Myrtus, Fraxinus* и многие другие), или господствовали только упомянутые листопадные элементы, встречающиеся в современной флоре Приатлантических штатов Северной Америки, в теплоумеренных лесах Восточной Азии, что свидетельствует о том, что климат был теплоумеренным.

Из микроскопических фоссильных грибов различных мест, выделенных из отложений олигоцена, А. А. Чигурьева (1953) упоминает зигомицеты, аскомицеты, базидиомицеты и несовершенные грибы. Некоторые изображения, помещенные в ее работе, могут быть приняты и за хламидоспоры головневых грибов.

П. А. Попов (1960) для средне-верхнеолигоценовых отложений приенисейской части Западно-Сибирской низменности

упоминает остатки третичных грибов семейства *Microthyriaceae*, выделившихся при палинологическом анализе.

Р. С. Ламотт (Lamotte, 1952) отмечает, что в олигоценовых отложениях Северной Америки известны грибы родов: *Didymosphaeria*, *Geaster*, *Peronosporites*.

На некоторых видах ныне живущих семейств растений, появившихся и в отложениях олигоцена, обитают виды родов головневых грибов, перечисленных в таблице 13.

Таблица 13

Семейства питающих растений, на видах которых зарегистрированы головневые грибы, и нахождение их отдаленных предков с олигоцена

Семейства питающих растений	Семейства и роды грибов	
	<i>USTILAGINACEAE</i>	<i>TILLETIACEAE</i>
<i>Welwitschiaceae</i> <i>Polygonaceae</i>	<i>Ustilago</i> <i>Ustilago</i> , <i>Liroa</i> , <i>Sphacelotheca</i> , <i>Melanopsichium</i> , <i>Sorosporium</i> , <i>Thecaphora</i>	— <i>Tilletia</i> , <i>Entyloma</i>
<i>Caryophyllaceae</i> <i>Halorrhagidaceae</i> <i>Dipsacaceae</i>	<i>Ustilago</i> , <i>Sorosporium</i> <i>Ustilago</i> <i>Ustilago</i>	— — —
Всего 5	6	2

На видах упомянутых пяти семейств питающих растений (табл. 13) преобладают грибы сем. *Ustilaginaceae*. Исключением является сем. *Polygonaceae*. Судя по составу родов головневых грибов на ныне живущих их видах, можно предположить нахождение остатков растений в более древних отложениях, а именно: с палеоцена. Возможно, олигоцен был временем расцвета, а следовательно, и массового развития видов рода *Ustilago*, которых в настоящее время насчитывается 336. Они паразитируют на различных органах растений, относящихся к 29 семействам. К родам головневых грибов, известным ранее, добавились *Liroa* и *Melanopsichium*. Эти роды объединяют от одного до двух видов.

Нижнемиоценовая флора довольно резко отличается от олигоценовой. Она имеет более ксерофильный облик и обилие видов средиземноморского, а не восточно-азиатского и северо-американского родства. Здесь обнаружены виды родов *Ulmus*, *Quercus*, *Paliurus*, *Ziziphus*, *Periploca*, *Myrtus* (Корнилова, 1959).

А. А. Чигуряева (1953, 1956) из миоценовых отложений различных мест, в том числе и Казахстана, выделила споры грибов, относящихся к различным систематическим группам.

Многие из них остались неопределенными. Некоторые изображения, помещенные в ее работах, легко принять за хламидоспоры головневых грибов. Конрад Бенеш (1960) отмечает, что мезозойские угли палеомикологически исследованы еще недостаточно. Среди остатков фосильных грибов, выделенных из бурого угля чешского миоцена, на рисунке 3, имеющемся в статье, мы различили хламидоспору типа *Entyloma*. Этот же тип хламидоспор мы наблюдаем на рисунках, имеющихся в работе П. Шимончича (Simoncsics, 1959), в которой упоминаются споры, конидии, склероции и стерильные гифы грибов, систематическое положение которых не совсем ясно. Одни их относят к сапрофитным грибам (Thiergart, 1940; Stach, 1952), другие — к паразитным (Pop, 1936; Neny-Stolz, 1958). Сам П. Шимончич некоторые споры относит к cf. *Tilletiaceae*.

А. Скиргиелло (Skirgiello, 1961) упоминает следующие фосильные грибы, выделенные из миоценовых отложений Турова (Польша): *Rosellinites congregatus* (Beck) Mesch., *Amphisphaerites lignitum* (Heer) Mesch. (*Ascomycetes* — *Roselliniaceae*),? *Meliola* (? *Meliolaceae*), *Fomes* cf. *fomentarius* (L. ex Fr.) Kickx. (*Polyporaceae*). Среди остатков различимы перитеции или пикниды, фрагменты разветвленного мицелия, споры и т. п.

В средне- и верхнемиоценовых отложениях отмечаются древесные породы родов *Salix*, *Betula*, *Alnus*, *Quercus*, *Pinus* и другие, а также представители семейств *Chenopodiaceae*, *Ranunculaceae*, *Leguminosae*, *Caryophyllaceae*, *Compositae* (Заклинская, 1935; Покровская, 1954; Ржаникова, 1956).

Новейшие исследования В. С. Корниловой (1961) показывают, что во второй половине неогена флора в Северном Тянь-Шане была представлена в основном элементами долинных и горных лесов: *Thuites*, *Phragmites*, *Poacites*, *Cyperites*, *Typha*, *Potamogeton*, *Salix*, *Populus*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Sambucus*, *Lonicera*, *Acer*, *Trapa*, *Fraxinus*.

Только из миоценовых отложений Э. В. Романова (1961) и В. П. Маслов (1947) приводят описания споропочек, принадлежащих роду *Chara*.

Плиоценовые флоры известны из немногих пунктов Казахстана. По своему составу они очень близки к верхнемиоценовой флоре. Здесь преобладают травянистые и кустарниковые растения, а древесные породы уменьшаются как количественно, так и особенно качественно (Кутузкина, 1959; Корнилова, 1959; Ржаникова, 1956 и др.).

Из монографии ископаемых грибов А. Мескинелли (Meschinelli, 1898), касающейся третичного периода, следует, что состав микофлоры очень близок к современному. А. А. Ячевский (1933) для третичного периода упоминает следующие

группы грибов: *Pyrenomycetes*, *Discomycetes* (*Pezizites*, *Cenangites*, *Phacidites*, *Stegites*, *Rhytismites*), *Basidiomycetes* (*Hypochnites*, *Hydnites*; *Polyporites*, *Trametites*, *Daedaleites*, *Lenzicites*, *Agaricites*, *Uredinales*), *Fungi imperfecti* (*Pycnidiales*, *Hyphales*). Приведенные данные, по мнению А. А. Ячевского, «с полной очевидностью устанавливают существующую неразрывную связь современного состава микологической флоры с комплексом грибных форм, существовавших в доисторические периоды» (стр. 759).

На многих ныне живущих травянистых растениях, древесных и кустарниковых породах, а также водорослях, отдаленные предки которых обнаружены в отложениях с миоцена и плиоцена (неоген), обитает разнообразный состав как паразитных, так и сапрофитных грибов, на примерах которых мы неоднократно останавливались при характеристике современной микофлоры растительных зон и вертикальных поясов Казахстана. Суммированные данные, касающиеся головневых грибов, приведены в таблицах 14 и 15.

Таблица 14

Семейства питающих растений, на видах которых зарегистрированы головневые грибы, и нахождение их отдаленных предков с миоцена

Семейства питающих растений	Семейства и роды грибов	
	<i>USTILAGINACEAE</i>	<i>TILLETIACEAE</i>
<i>Butomaceae</i>	—	<i>Doassansia</i>
<i>Iridaceae</i>	—	<i>Urocystis</i>
<i>Ranunculaceae</i>	—	<i>Entyloma</i> , <i>Melanotaenium</i> , <i>Urocystis</i> , <i>Doassansia</i>
<i>Papaveraceae</i>	—	<i>Entyloma</i>
<i>Cruciferae</i>	—	<i>Urocystis</i>
<i>Linaceae</i>	—	<i>Entyloma</i>
<i>Pyrolaceae</i>	—	<i>Urocystis</i>
<i>Scrophulariaceae</i>		<i>Entyloma</i> , <i>Melanotaenium</i> , <i>Schroeteria</i> , <i>Urocystis</i> , <i>Doassansia</i> , <i>Burrillia</i>
Всего 8	—	6

Из приведенных данных таблицы 14 следует, что на растениях, предки которых известны с миоцена, в основном обитают грибы семейства *Tilletiaceae*, с преобладанием рода *Urocystis*. К ранее известным добавился род *Schroeteria*, многие виды которого (3) паразитируют только на представителях семейства *Scrophulariaceae*. В связи с этим не лишне вспомнить рис. 38 в таблице IV из работы А. А. Чигуряевой (1953). Автор условно относит остаток изображенной споры гриба, выделенной из бурого угля Южного Предуралья к типу *Russinia?* (*Uredinales*). Судя по описанию споры, ее луч-

ше отнести не к ржавчинным, а к головневым грибам типа *Schroeteria*. У последнего очень характерные хламидоспоры, и они напоминают рис. 38. Приходится сожалеть, что ни в одной из работ А. А. Чигуряевой (1953, 1956) не даны размеры этой споры, что, естественно, облегчило бы ее определение.

Таблица 15

Семейства питающих растений, на видах которых зарегистрированы головневые грибы, и нахождение их отдаленных предков с плиоцена

Семейства питающих растений	Семейства и роды грибов	
	USTILAGINACEAE	TILLETIACEAE
<i>Santalaceae</i>	—	<i>Urocystis</i>
<i>Violaceae</i>	—	<i>Entyloma</i> , <i>Urocystis</i>
<i>Lytraceae</i>	—	<i>Doassansia</i>
<i>Primulaceae</i>	—	<i>Entyloma</i> , <i>Ginanniella</i> , <i>Tuburcinia</i> , <i>Urocystis</i> , <i>Doassansia</i>
<i>Boraginaceae</i>	—	<i>Entyloma</i>
<i>Campanulaceae</i>	—	<i>Melanotaenium</i>
<i>Lobeliaceae</i>	—	<i>Entyloma</i> , <i>Doassansia</i>
Всего 7	—	6

Что же касается семейств растений, известных с плиоцена, то их оказалось 7. На ныне живущих видах зарегистрировано 6 родов головневых грибов, среди которых, как и в миоцене, представлены только роды сем. *Tilletiaceae*. К ранее известным добавляется *Ginanniella*. Обращает на себя внимание преобладание видов *Entyloma* на растениях большинства семейств. Наиболее разнообразен состав головневых грибов на видах семейства *Primulaceae*. Судя по составу родов головневых грибов, найденных на ныне живущих видах, можно предположить обнаружение остатков видов этого семейства с палеоцена.

Род *Ginanniella* насчитывает 11 видов. Все они отмечены в Венгрии (Moesz, 1956; Savulescu, 1957). Имеются также сведения о нахождении по одному виду в Румынии (Savulescu), Польше (Kochman, 1936) и Югославии (Lindtner, 1950), по два вида в СССР (Гутнер, 1941) и в Англии (Answorth a. Sampson, 1950). Судя по распространению видов, род европейский, однако *Ginanniella primulae* (Rostrup) Ciferri встречается и на Алтае, а также на Дальнем Востоке, где обитает в цветках и коробочках видов *Primula* L.

Четвертичный период

(Плейстоцен, голоцен)

В конце третичного периода устанавливается физико-географическая обстановка, близкая к современной. Однако в продолжение четвертичного периода на территории Казахстана происходят неоднократные изменения, связанные с поднятиями южных окраин Республики и повторными оледенениями, приведшими к неоднократной смене климата (влажных и прохладных эпох теплыми и сухими), что сказывалось на перемещении ландшафтных зон и вертикальных поясов (Шлыгин, 1952).

Четвертичные флоры Казахстана пока слабо изучены. Имеющиеся данные, касающиеся других мест СССР и зарубежных стран, свидетельствуют о том, что они близки к современным (Криштофович, 1941, 1957; Нейштадт, 1957; Чигуряева, 1961 и др.).

А. Н. Криштофович (1957) отмечает: «Если при описании третичной флоры пришлось указывать, кроме процессов географического распространения, еще на возникновение не только новых групп видов, родов, может быть семейств, то в отношении четвертичной флоры дело уже исключительно идет о географических перегруппировках, развитие же самих растительных форм ограничивается тут возникновением новых рас, разновидностей и, в лучшем случае, видов, а также вымиранием некоторых форм или повсеместно или на ограниченных территориях. Видовой состав четвертичной флоры, по крайней мере в пределах точности, допускаемой при определении ископаемых растений, лежит исключительно в пределах ныне существующих видов, за исключением немногих вымерших» (стр. 556).

В коллекции растительных остатков, собранных В. С. Корниловой в 1959 г. в Северном Тянь-Шане, один образец привлек особое внимание. Это оказался остаток ткани ископаемого злака, близкого к *Glyceria plicata* Fries *fossillis* (= *G. fluitans* var. *plicata* Fries), в тканях которого находились цисты и зооспорангии гриба, близкого к современному *Physoderma Gerhardii* Schroeter (Корнилова и Шварцман, 1961).

Из четвертичных отложений Северной Италии известны грибы *Polyporites lucidus* Mesch. на стволах ивы и тополей, близкий к *Polyporus lucidus* Fr. = *Ganoderma lucidum* (Leyss. ex Fr.) Karst. и *Daedaleites aquercinus* Mesch., идентичный *Daedalea quercina* Fr. (Ячевский, 1933). Для плейстоцена Северной Америки Р. С. Ламотт (Lamott, 1952) упоминает следующие виды грибов: *Fomes applanatus* (Pers.) Gillet, *F. fomentarius* (Linné) Gillet, *F. pinicola* (Schwehdrichen) Cooke, *Ganoderma lucidum* (Leyss.) Karst., *Bovista plumbea*

Pers., *Rhizophagites lutieri* Rosendahl, *Rh. minnesotensis* Rosendahl.

К семействам питающих растений, упомянутым выше, добавляются следующие, известные с плейстоцена (табл. 16).

Таблица 16

Семейства питающих растений, на видах которых зарегистрированы головневые грибы, и нахождение их отдаленных предков с плейстоцена

Семейства питающих растений	Семейства и роды грибов	
	USTILAGINACEAE	TILLETIACEAE
<i>Nyctaginaceae</i>	<i>Thecaphora</i>	—
<i>Portulacaceae</i>	<i>Ustilago</i> , <i>Sorosporium</i> , <i>Tolyposporium</i>	—
<i>Polemoniaceae</i>	—	<i>Entyloma</i> , <i>Urocystis</i>
Всего 3	4	2

Из данных таблицы 16 следует, что на трех семействах питающих растений, известных с плейстоцена, ныне паразитируют 6 родов головневых грибов, среди которых преобладают роды сем. *Ustilaginaceae*.

Из 88 семейств питающих растений, на видах которых в настоящее время обнаружены головневые грибы в мире, у 7, или 8%, семейств отсутствуют данные о нахождении видов их в ископаемом состоянии (табл. 17).

Таблица 17

Семейства питающих растений, на видах которых зарегистрированы головневые грибы, но отсутствуют данные о нахождении их предков в ископаемом состоянии

Семейства питающих растений	Семейства и роды грибов	
	USTILAGINACEAE	TILLETIACEAE
<i>Commelinaceae</i>	<i>Ustilago</i>	—
<i>Pontederaceae</i>	—	<i>Doassansia</i>
<i>Aizoaceae</i>	<i>Thecaphora</i>	—
<i>Turneraceae</i>	<i>Ustilago</i>	—
<i>Orobanchaceae</i>	—	<i>Tubercinia</i> , <i>Urocystis</i>
<i>Lentibulariaceae</i>	<i>Ustilago</i>	<i>Doassansia</i>
<i>Adoxaceae</i>	—	<i>Melanotaenium</i>
Всего 7	2	4

Судя по составу родов головневых грибов, встречающихся на ныне живущих видах упомянутых семейств, можно предположить нахождение их остатков с юрского (*Pontederaceae*), мелового (*Commelinaceae*, *Turneraceae*), эоценового

Численность семейств питающих растений, на которых в настоящее время зарегистрированы головневые грибы, и нахождение их отдаленных предков в ископаемом состоянии по эрам, периодам и эпохам

Эры	Периоды и эпохи	Сем. питающих растений		Количество родов головневых грибов по семействам						
		всего	появ. впервые	всего	USTILAGINACEAE	TILLETIACEAE	GRA-PHIOLACEAE			
1	2	3	4	5	6	7	8			
Кайнозойская	Четвертич.	Голоцен	44	—	—	—	—	—	—	—
		Плейстоцен	55	3	6	4	—	2	—	—
	Неоген	Плиоцен	56	7	6	—	—	6	<i>Ginanniella</i>	—
		Миоцен	57	8	6	—	—	6	<i>Schroeteria</i>	—
		Олигоцен	51	5	8	6	<i>Liroa, Melanopsichium</i>	2	—	—
	Третичный	Эоцен	52	12	11	3	—	8	<i>Doassansio-opsis, Glo-mosporium, Polysaccop-sis</i>	—
		Палеоцен	40	14	21	14	<i>Cintractio-myxa, Cin-tractiella, Platenella, Schizonella, Pericladium, Mundkurella</i>	7	<i>Tracya, Kunzeomyces</i>	—
	Палеоген									
	Мезозойская	Меловой	31	22	23	13	<i>Ustilago, Tranzsche-liella, Cint-ractia, Fra-nzpetrakia, Testicularia, Sphacelo-theca, Fary-sia, Soros-porium, Thecaphora, Tolypospo-rium, Toly-posporella, Mycosirinx</i>	8	<i>Tuburcinia, Urocystis, Neovossia, Burrillia</i>	2
										<i>Shrop-shiria, Gra-phiola</i>

1	2	3	4	5	6	7	8			
	Юрский	9	3	4	1	<i>Pericladium</i>	3	<i>Entyloma, Rhamphospora, Doassansia</i>	—	—
	Триасовый	6	1	1	—	—	1	<i>Entorrhiza</i>	—	—
Палеозойская	Пермский и каменно-угольный	6	3	2	—	—	2	<i>Tilletia, Melanotaenium</i>	—	—
	Девонский	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Силурийский	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Кембрийский	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. Роды головневых грибов упомянуты только один раз для периодов, в которых возможно было первооявление их видов.

(*Orobanchaceae*, *Adoxaceae*), олигоценового (*Aizoaceae*) и миоценового (*Lentibulariaceae*) периодов.

Суммированные цифровые данные таблиц 18 и 19 показывают, что наиболее разнообразен состав родов головневых грибов на растениях ныне существующих семейств, остатки которых обнаруживают в различных местах мира с мелового и палеоценового периодов. Это согласуется с известным фактом, что в начале мелового периода произошли события, давшие толчок к резкому изменению растительности всего земного шара. В нижнем мелу появились покрытосеменные растения, которые к середине этого периода заняли повсеместно господствующее положение. Меловой комплекс растительности явился тем основанием, из которого развивалась вся более поздняя флора земного шара, как тропическая, так и умеренная обоих полушарий. В более поздних меловых флорах можно различить некоторые черты климатической дифференциации, на основе которой формировалась флора начала третичного периода — палеоценовая (Криштофович, 1957).

Лярамийский орогенез, по мнению Н. М. Страхова (1948), совпавший с обширной регрессией моря, должен был сильно изменить рельеф поверхности земной коры в меловую эпоху, в частности — создать большее его вертикальное расчленение. Это способствовало изменению общего характера климата и особенно влажности, а также распределению растительности.

Можно предположить, что в меловом и палеоценовом пе-

риодах создались наилучшие условия для расцвета флоры головневых грибов. Как видно из приведенных данных (табл. 18 и 19), на ныне живущих, но наиболее древних питающих растениях (мхи, папоротники, плауновые) обнаружены головневые грибы сем. *Tilletiaceae* (роды *Tilletia*, *Entyloma*, *Entorrhiza*, *Melanotaenium*), а на голосеменных (хвойных и хвойниковых) — грибы сем. *Ustilaginaceae* (род *Ustilago*), между тем как на более молодых (покрытосеменных) наиболее разнообразен состав родов головневых грибов. Помимо видов упомянутых родов, добавились грибы других 35 родов головневых грибов, относящихся к различным семействам (*Ustilaginaceae*, *Tilletiaceae*, *Graphiolaceae*).

Головневые грибы издавна привлекали внимание исследователей. В XVI веке знали один вид головни на трех питающих растениях: овсе, ячмене и пшенице. Л. Р. Тюлянь (Tulasne, 1847) в 40-х годах XVIII века описывает 32 вида и 3 разновидности, паразитирующих на 95 питающих растениях. О. Фишер фон Вальдгейм (1877) упоминает 40 видов и 8 разновидностей на 320 питающих растениях, а в настоящее время их уже известно 40 родов и более 1200 видов грибов, обитающих на многих видах питающих растений, относящихся к 88 семействам.

Не все роды головневых грибов выявлены и описаны в одно и то же время. Из данных таблицы 7 следует, что с 1806 по 1850 г. было описано 6 родов, или 15% от всех учтенных (40); с 1857 по 1897 г. — 22, или 55%; с 1901 по 1950 г. — 10, или 25%, и с 1952 по 1960 г. — 2, или 5% родов. Отсюда видно, что основной состав родов был уже известен в XVIII веке, и по настоящее время продолжают обнаруживаться новые роды и виды грибов.

Семена дикорастущих растений, используемых первобытными земледельцами для посева, несли на себе возбудителей ряда заболеваний, в том числе головню. Микологические анализы большого количества семян различных растений, хранящихся в музеях и точно датированных археологами, по мнению К. Е. Мурашкинского (1940), могут разрешить вопрос о времени, а также о месте происхождения заболеваний растений. «Такие анализы осветят вопросы палеоклиматологии послетретичного времени. Будут они небесполезны и для выявления путей дифференциации рас фитопатогенных грибов» (стр. 81). Результаты анализа «археологических» семян твердой пшеницы из погребений Древнего Египта и мягкой пшеницы, датированные V веком до н. э., X и XII веками, ржи — XII веком и 1250 г., проса — 2000—3000 годами и III—IV веками н. э., показывали присутствие хламидоспор *Tilletia tritici*, *T. foetida*, *T. secalis*, *Ustilago nuda* f. sp. *tritici*, *Tubercinia occulta*, *Sphacelotheca panici-miliacei* (Мурашкинский, 1940).

Глава V

ГОЛОВНЕВЫЕ ГРИБЫ КАК ПОКАЗАТЕЛИ РОДСТВА ПИТАЮЩИХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ИХ ФИЛОГЕНЕЗОМ

Из материалов, изложенных выше, было ясно видно, что головневые грибы поражают представителей различных типов высших растений. В значительно меньшем количестве они выявлены на архегониальных и гораздо больше на покрытосеменных растениях. Если на ныне живущих архегониальных растениях, относящихся к трем типам (мохообразным, папоротникообразным и голосеменным), паразитируют головневые грибы, принадлежащие пяти родам, или составляющие 15% от всех родов, учтенных в мире, среди которых преобладают грибы семейства *Tilletiaceae* — 4 рода и только 1 род относится к семейству *Ustilaginaceae*, то на видах покрытосеменных растений обитают виды грибов, относящиеся к 40 родам.

К. И. Мейер (1947), касаясь происхождения и эволюции архегониальных растений, отмечает, что среди них можно различить две большие группы: мохообразные — *Bryophyta* и папоротникообразные — *Pteridophyta* (*Psilopsida*, *Lycopsiida*, *Sphenopsida*, *Pteropsida*), с примыкающими к ним *Gymnospermae*, представляющими собой самостоятельные, независимые друг от друга филогенетические линии, но имеющими общее происхождение от одного предка. Последним могли быть водоросли (типа *Dictyota*), оставившие водную среду и перешедшие на сушу. От этого общего корня вышли два ствола: один дал начало *Bryophyta*, а другой — *Pteridophyta* — *Gymnospermae*, от которых и произошли покрытосеменные — *Angiospermae*.

Отдаленное родство названных типов растений просматривается на восприимчивости их представителей к головневым грибам: мохообразных к *Tilletia*; папоротникообразных к *Melanotaenium* (*Selaginellales*), *Entorrhiza* (*Isoëtineae*), *Entyloma* (*Filicinae*) — сем. *Tilletiaceae*; голосеменных к *Ustilago* (*Coniferae* — *Juniperus*, *Gnetinae* — *Welwitschia*); покры-

тосеменных — к многим родам семейств: *Ustilaginaceae*, *Tilletiaceae*, *Graphiolaceae*.

Дальнейшая эволюция протекала самостоятельно в каждом из названных типов растений.

В пределах *Bryophyta* обратил на себя внимание факт обнаружения головневых грибов рода *Tilletia* как на видах печеночных (*Ricciaciae* — *Marchantiales*, *Fossombroniaceae* — *Jungermaniales*, *Anthocerotaceae* — *Anthocerotales*), так и настоящих или листовенных мхов (*Bryaceae* — *Bryales*, *Sphagnaceae* — *Sphagnales*), что свидетельствует о филогенетическом родстве между видами упомянутых порядков мхов.

В отличие от них, на представителях папоротникообразных выявлен различный состав родов головневых грибов, что подтверждает мнение ботаников о том, что в пределах этого типа имеются самостоятельные филогенетические линии развития. Так, на плауновых известны грибы рода *Melanotaenium*, на шилицевых — *Entorrhiza*, а на папоротниковых — *Entyloma*. Все названные роды грибов относятся к сем. *Tilletiaceae*.

В типе голосеменных головневые грибы рода *Ustilago* зарегистрированы на хвойных (видах можжевельника) и хвойниковых (на Вельвичии). Эти данные подсказывают нам, что у упомянутых двух групп растений имелись одни отдаленные предки, от которых они унаследовали восприимчивость к головневым грибам рода *Ustilago* сем. *Ustilaginaceae*. Возможно, приведенные факты подскажут ботаникам, среди каких организмов следует искать более вероятных предков данных групп растений.

Как упоминалось выше, на покрытосеменных растениях обнаружен наиболее разнообразный состав родов головневых грибов. Они, как отмечает К. И. Мейер (1947), произошли от *Pteridophyta* — *Gymnospermae*, от которых могли унаследовать восприимчивость к головневым грибам семейств *Tilletiaceae* и *Ustilaginaceae*.

С целью выявления закономерностей распространения видов родов головневых грибов в отдельных систематических группах покрытосеменных растений мы на них остановимся подробнее.

Покрытосеменные (*Angiospermae*) являются в настоящее время господствующим типом растений, насчитывающим 264 семейства. Головневые грибы обнаружены на видах 81 семейства, что составляет 30,7%. В Казахстане они учтены на растениях, относящихся к 22 семействам (или 8,3% от семейств мира). Все покрытосеменные ботаники разделяют на два класса: однодольные и двудольные. Сначала предполагали, что однодольные примитивнее двудольных растений, что они представляют более ранний тип развития цветковых. Одна-

ко новейшие исследования этого не подтверждают, а доказывают, что однодольные и двудольные являются двумя параллельными в филогенетическом отношении рядами. Они одновременно возникли в меловую эпоху от неизвестных предков, независимо друг от друга и пошли параллельно по пути эволюции (Кузнецов, 1936; Кречетович, 1952). Некоторые ботаники считают, что однодольные представляют лишь боковую ветвь двудольных (Голенкин, 1936). А. Л. Тахтаджян (1954) отмечает, что в настоящее время почти всеми ботаниками признается, что однодольные произошли от двудольных. Он предполагает, что происхождение однодольных связано с водным или земноводным образом жизни их предков. Они произошли от древнейших и, вероятно, давно вымерших представителей порядка *Nymphaeales*, который в свою очередь произошел от *Magnoliales*.

Современное распределение однодольных и двудольных на земле неодинаково. Количество видов однодольных меньше, чем одна треть всех видов двудольных, но зато число особей у отдельных видов чрезвычайно велико, и они занимают огромные площади. Двудольные же представлены гораздо большим числом видов, но немногие из них занимают более или менее обширные площади. Наличие у однодольных большого числа семейств, виды которых обитают как в пресноводных, так и морских водоемах, заставляет рассматривать их как более молодую группу растений по сравнению с двудольными (Кречетович, 1952).

Головневые грибы поражают различные органы как однодольных, так и двудольных. Если мы проследим приуроченность отдельных родов грибов к растениям названных классов, то, исходя из материалов, суммированных в таблицах 20, 21, 22 и 23, напрашивается следующий вывод: среди головневых грибов оказались роды, виды которых поражают только растения, относящиеся к классу двудольных (табл. 20), или только однодольных (табл. 21), или имеются роды, различные виды которых развиваются на однодольных и двудольных (табл. 22).

Головневые грибы, паразитирующие на растениях класса двудольных, относятся к 11 родам и двум семействам, среди которых преобладают виды семейства *Tilletiaceae*. Количество родов на них почти одинаково. Наибольшее число видов насчитывает род *Ginanniella*. Общее количество головневых грибов, обитающих только на двудольных, значительно меньше, чем таковых, развивающихся на однодольных. Монотипных родов здесь 6 из 11, что составляет 54,5%. Остальные роды также объединяют сравнительно небольшое количество видов.

Наибольшее количество видов составляют головневые гри-

Таблица 20

Состав родов головневых грибов и численность видов, зарегистрированных только на двудольных

<i>USTILAGINACEAE</i>		<i>TILLETIACEAE</i>	
род	количество видов	род	количество видов
<i>Melanopsichium</i>	6	<i>Ginanniella</i>	11
<i>Pericladium</i>	2	<i>Schroeteria</i>	3
<i>Liroa</i>	1	<i>Glomosporium</i>	2
<i>Ustacystis</i>	1	<i>Rhamphospora</i>	1
<i>Mycosyrinx</i>	1	<i>Polysaccopsis</i>	1
<i>Mundella</i>	1		
Всего 6	12	5	18

Таблица 21

Состав родов головневых грибов и численность видов, зарегистрированных только на однодольных

<i>USTILAGINACEAE</i>		<i>TILLETIACEAE</i>		<i>GRAPHIOLACEAE</i>	
род	кол-во видов	род	кол-во видов	род	кол-во видов
<i>Cintractia</i>	69	<i>Entorrhiza</i>	7	<i>Graphiola</i>	3
<i>Farysia</i>	17	<i>Neovossia</i>	5	<i>Shropshiria</i>	1
<i>Tolyposporella</i>	8	<i>Doassansia</i>	2		
<i>Testicularia</i>	3	<i>Tracya</i>	2		
<i>Schizonella</i>	2	<i>Kunzeomyces</i>	1		
<i>Tranzscheliella</i>	1				
<i>Franzpetrakia</i>	1				
<i>Cintractiomyxa</i>	1				
<i>Cintractiella</i>	1				
<i>Platenella</i>	1				
Всего 10	104	5	17	2	4

бы, поражающие растения, относящиеся как к двудольным, так и однодольным, что видно из данных, представленных в таблице 22.

Как видно, на растениях, относящихся к классу однодольных, паразитируют головневые грибы, принадлежащие трем семействам, среди которых преобладают роды и виды семейства *Ustilaginaceae*. Наибольшее количество видов содержит род *Cintractia*. Из 17 родов, зарегистрированных на них, 7, или 41%, приходится на монотипные роды. Остальные роды также объединяют сравнительно небольшое количество видов.

Из приведенных данных следует, что наиболее разнообра-

Таблица 22

Состав родов головневых грибов и численность видов, зарегистрированных на двудольных и однодольных

USTILAGINACEAE		TILLETIACEAE	
род	количество видов	род	количество видов
<i>Ustilago</i>	335	<i>Entyloma</i>	183
<i>Sphacelotheca</i>	137	<i>Urocystis</i>	105
<i>Sorosporium</i>	108	<i>Tilletia</i>	98
<i>Tolyposporium</i>	31	<i>Doassansia</i>	33
<i>Thecaphora</i>	31	<i>Melanotaenium</i>	16
		<i>Tubercinia</i>	6
		<i>Burrillia</i>	5
Всего 5	642	7	446

Таблица 23

Численность родов и видов головневых грибов на двудольных и однодольных

На видах классов	Всего		USTILAGINACEAE		TILLETIACEAE		GRAPHIOLACEAE	
	родов	видов	родов	видов	родов	видов	родов	видов
Однодольных	17	125	10	104	5	17	2	4
Двудольных	11	30	6	12	5	18	—	—
Однодольных и двудольных	12	1088	5	642	7	446	—	—
Всего	40	1243	21	758	17	481	2	4

зен состав родов головневых грибов на однодольных (29 из 40, или 72,5%), чем на двудольных (23 из 40, или 57,5%). Родов грибов, свойственных только однодольным и не встречающихся на двудольных, 10, или 25% (сем. *Ustilaginaceae*), 5, или 12,5% (сем. *Tilletiaceae*), и 2, или 5% (сем. *Graphiolasaceae*). Родов грибов, обнаруженных только на двудольных и не известных на однодольных, 6, или 15% (сем. *Ustilaginaceae*), 5, или 12,5% (сем. *Tilletiaceae*). Родов головневых грибов, зарегистрированных на однодольных и двудольных, 12 из 40, или 30%, из которых 5, или 12,5%, относятся к сем. *Ustilaginaceae* и 7, или 17,5%, — к сем. *Tilletiaceae*.

Таблица 24

Численность родов по семействам головневых грибов
и классам покрытосеменных растений

На видах классов	Всего родов грибов	%	USTILAGI- NACEAE		TILLETIACEAE		GRA- PHIO- LA CEAE	
			ро- дов	%	родов	%	ро- дов	%
Двудольных	11	27,5	6	15	5	12,5	—	—
Однодоль- ных	17	42,5	10	25	5	12,5	2	5
Двудольных и однодоль- ных	12	30,0	5	12,5	7	17,5	—	—
Всего	40	100,0	21	52,5	17	42,5	2	5

Наличие довольно большого количества родов головневых грибов, виды которых обитают только на растениях, относящихся к классу двудольных или классу однодольных, подтверждает мнение систематиков о том, что однодольные и двудольные являются двумя параллельными линиями развития цветковых растений. Вместе с тем обнаружение на однодольных и двудольных целого ряда общих родов головневых грибов, как относящихся к семейству *Ustilaginaceae*, так и к семейству *Tilletiaceae*, подтверждает мнение А. М. Кречетовича (1952) о том, что проведение границ между представителями этих двух классов не может быть абсолютным, а только относительным, и что оба эти класса связаны узами родства.

Прежде чем коснуться вопроса о происхождении самих головневых грибов, не лишне остановиться на степени приуроченности их к жизненным формам растений. Известно, что жизненные формы прошли длительный путь эволюции от древесного к травянистому типу. Наряду с развитием и усовершенствованием древесного типа шло превращение его в травянистый.

Голосеменные представляют собой древесные растения. Имеется единственный случай обнаружения головневого гриба *Ustilago Fussii* Niessl на *Juniperus nana* Willd.

Покрытосеменные — в основном травянистые растения, меньше среди них деревьев, кустарников и лиан. На некоторых деревьях, кустарниках и лианах известен следующий состав родов головневых грибов, что видно из данных таблицы 25. Всего их оказалось 8 родов: *Ustilago*, *Pericladium*, *Typosporium*, *Mycosyrinx* (*Ustilaginaceae*); *Entyloma*, *Urocystis* (*Tilletiaceae*); *Graphiola*, *Shropshiria* (*Graphiolaceae*).

Обратил на себя внимание тот факт, что на упомянутых в

Состав родов головневых грибов, зарегистрированных на деревьях, кустарниках и лианах

Жизненные формы	Питающие растения		Роды головневых грибов по семействам		
	семейство	род	USTILAGINACEAE	TILLETIACEAE	GRAPHIOLACEAE
Деревья и кустарники	<i>Cupressaceae</i>	<i>Juniperus</i>	<i>Ustilago</i>	—	—
	<i>Gramineae</i>	<i>Bambusa</i>	<i>Ustilago</i>	—	—
		<i>Sasa</i>	<i>Ustilago</i>	—	—
		<i>Sasaella</i>	<i>Ustilago</i>	—	—
		<i>Arundinaria</i>	<i>Ustilago</i>	—	—
		<i>Phyllostachys</i>	<i>Ustilago</i>	—	—
		<i>Chusquea</i>	—	—	<i>Shropshiria</i>
	<i>Palmae</i>	<i>Phoenix</i>	—	—	<i>Graphiola</i>
	<i>Salicaceae</i>	<i>Salix</i>	—	<i>Entyloma?</i>	—
	<i>Moraceae</i>	<i>Morus</i>	<i>Ustilago</i>	—	—
	<i>Lauraceae</i>	<i>Machilus</i>	<i>Ustilago</i>	—	—
		<i>Cinnamomum</i>	<i>Ustilago</i>	—	—
	<i>Tiliaceae</i>	<i>Grewia</i>	<i>Pericladium</i>	—	—
	<i>Rosaceae</i>	<i>Spiraea</i>	—	<i>Urocystis</i>	—
	<i>Myrtaceae</i>	<i>Eucalyptus</i>	<i>Ustilago</i>	—	—
		<i>Eugenia</i>	—	<i>Entyloma</i>	—
		<i>Leptospermum</i>	<i>Tolyposporium</i>	—	—
Лианы	<i>Piperaceae</i>	<i>Piper</i>	<i>Pericladium</i>	—	—
	<i>Bromeliaceae</i>	<i>Tillandsia</i>	<i>Ustilago</i>	—	—
	<i>Dioscoraceae</i>	<i>Dioscorea</i>	—	<i>Urocystis</i>	—
	<i>Aristolochiaceae</i>	<i>Aristolochia</i>	—	<i>Entyloma</i>	—
	<i>Menispermaceae</i>	<i>Menispermum</i>	—	<i>Entyloma</i>	—
	<i>Vitaceae</i>	<i>Cissus</i>	<i>Mycosyrinx</i>	<i>Entyloma</i>	—
Всего	15	23	4	2	2

Примечание. Среди однодольных (*Gramineae*, *Palmae*) совершенно отсутствуют настоящие древесные формы типа двудольных. Древовидные однодольные, помещенные нами в данной таблице, не являются ни деревьями, ни кустарниками, но представляют собой, по мнению А. Л. Тахтаджяна (1954), совершенно особую форму роста, возникшую в процессе эволюции только у однодольных.

таблице 25 рода древесных и кустарниковых пород обитают головневые грибы одного из существующих семейств. На них преобладают виды рода *Ustilago* или *Entyloma*. Исключением

являются бамбуковые, на которых обнаружены виды родов двух семейств.

На немногих лианах зарегистрированы головневые грибы четырех родов: *Ustilago*, *Mycosyrinx*, *Urocystis*, *Entyloma*. Из них только род *Mycosyrinx* не встречен на деревьях и кустарниках. Он обнаружен на видах *Cissus* (*Vitaceae*), на которых известны и грибы рода *Entyloma*. На лианах преобладают виды рода *Entyloma*.

Если стоять на той точке зрения, что лианы произошли от деревьев как боковая ветвь в процессе исторического развития данной жизненной формы, то можно предположить, что они унаследовали от них восприимчивость к головневым грибам. С одной стороны, на них стали появляться виды уже существовавших родов головневых грибов, а с другой — в связи с возникновением нового качества появились только им свойственные роды грибов.

Преобладающее развитие головневые грибы получили на травянистых растениях. На них в настоящее время зарегистрировано 38, или 95%, известных родов. Возникновение травянистых форм происходило, по мнению А. Л. Тахтаджяна (1948), не только в разных ветвях филогенетического древа покрытосеменных растений, но и в совершенно разных условиях среды. У покрытосеменных все травы произошли от древесного типа. Возникновение травянистых растений было давно, однако массовое их развитие приходится на вторую половину третичного периода. Одним из важнейших стимулов развития травянистых растений было возрастающее похолодание климата северной умеренной зоны, начиная с верхнетретичного времени.

Современная арктическая и высокогорная растительность представлена почти целиком из многолетних трав. Из головневых грибов здесь зарегистрированы виды следующих родов: *Ustilago*, *Cintractia*, *Tolyposporium*, *Schizonella* (*Ustilaginaceae*); *Entyloma*, *Urocystis* (*Tilletiaceae*). Как видно, здесь преобладают виды родов семейства *Ustilaginaceae* (см. табл. 26 и 27).

Другим мощным стимулом развития травянистой растительности является аридизация климата. Например, флора пустынь состоит главным образом из однолетних травянистых растений, которым сопутствуют головневые грибы родов *Ustilago*, *Tranzscheliella*, *Thecaphora*, *Tolyposporium*, *Tolyposporella*, *Cintractia*, *Cintractiomyxa*, *Sorosporium*, *Sphacelotheca* (*Ustilaginaceae*); *Tilletia*, *Entyloma*, *Urocystis*, *Melanotaenium* (*Tilletiaceae*). Из 13 родов 5, или 38%, являются общими с родами, обнаруженными на арктических и высокогорных растениях. В условиях пустыни также преобладают виды родов се-

Таблица 26

Состав родов головневых грибов, зарегистрированных
в Арктике

Питающие растения		Роды головневых грибов по семействам	
семейство	род	USTILAGINA- CEAE	TILLETIA- CEAE
Gramineae	Arctagrostis	—	Urocystis
	Dupontia	—	Entyloma
	Poa	—	Entyloma
	Alopecurus	Ustilago	Entyloma
	Calamagrostis	Ustilago	—
Cyperaceae	Carex	Cintractia, Schizonella	—
	Cobresia	Cintractia	—
Juncaceae	Luzula	Cintractia	—
Polygonaceae	Juncus	Tolyposporium	—
	Oxyria	Ustilago	—
Caryophyllaceae	Polygonum	Ustilago	—
	Koenigia	Ustilago	—
	Sagina	Ustilago	—
	Silene	Ustilago	—
	Lychnis	Ustilago	—
Ranunculaceae	Ranunculus	—	Entyloma
Compositae	Erigeron	—	Entyloma
Всего 7	17	4	2

Таблица 27

Состав родов головневых грибов, зарегистрированных
на высокогорных растениях

Питающие растения		Роды головневых грибов по семействам	
семейство	род	USTILAGINA- CEAE	TILLETIA- CEAE
1	2	3	4
Gramineae	Agropyron	—	Urocystis
	Bromus	Ustilago	—
	Stipa	Tranzscheliella	—
	Poa	—	Tilletia
	Avena	Ustilago	—
	Hordeum	Ustilago	—
	Triticum	Ustilago	—
Cyperaceae	Cobresia	Cintractia	—
	Carex	Cintractia Schizonella	—
Polygonaceae	Rhynchospora	Cintractia	—
	Polygonum	Ustilago	—

1	2	3	4
		<i>Sphacelotheca</i>	—
		<i>Sphacelotheca</i>	—
<i>Ranunculaceae</i>	<i>Rheum</i>		<i>Urocystis</i>
	<i>Ranunculus</i>	—	<i>Urocystis</i>
	<i>Oxygraphis</i>	—	<i>Urocystis</i>
	<i>Anemone</i>	—	<i>Entyloma</i>
<i>Geraniaceae</i>	<i>Geranium</i>	—	<i>Entyloma</i>
<i>Primulaceae</i>	<i>Primula</i>	—	<i>Entyloma</i>
<i>Compositae</i>	<i>Aster</i>	—	<i>Entyloma</i>
	<i>Erigeron</i>	—	<i>Entyloma</i>
	<i>Hieracium</i>	—	<i>Entyloma</i>
Всего 7	20	5	3

Таблица 28

Состав родов головневых грибов, зарегистрированных на пустынных растениях

Питающие растения		Роды головневых грибов по семействам	
семейство	род	<i>USTILAGINACEAE</i>	<i>TILLETIACEAE</i>
1	2	3	4
<i>Welwitschia-ceae</i>	<i>Welwitschia</i>	<i>Ustilago</i>	—
<i>Gramineae</i>	<i>Lasiagrostis</i>	<i>Sorosporium</i>	—
	<i>Stipa</i>	<i>Ustilago</i> , <i>Tranzsche-liella</i> , <i>Cintractia</i> , <i>Soro-sporium</i> , <i>Sphace-lotheca</i>	<i>Tilletia</i> , <i>Urocystis</i>
	<i>Calamagros-tis</i>	<i>Ustilago</i>	<i>Tilletia</i> , <i>Entyloma</i>
	<i>Poa</i>	<i>Ustilago</i>	<i>Tilletia</i> , <i>Entyloma</i>
	<i>Festuca</i>	<i>Ustilago</i>	<i>Tilletia</i> , <i>Entyloma</i> , <i>Urocystis</i>
	<i>Nardarus</i>	—	<i>Tilletia</i>
	<i>Schizmus</i>	<i>Ustilago</i>	—
	<i>Bromus</i>	<i>Ustilago</i>	<i>Tilletia</i> , <i>Urocystis</i>
	<i>Elymus</i>	<i>Ustilago</i>	<i>Tilletia</i>
	<i>Hordeum</i>	<i>Ustilago</i>	<i>Tilletia</i> , <i>Entyloma</i> , <i>Urocystis</i>
	<i>Agropyron</i>	<i>Ustilago</i>	<i>Tilletia</i> , <i>Urocystis</i>
	<i>Eremopyrum</i>	<i>Ustilago</i>	<i>Tilletia</i>
	<i>Aegilops</i>	<i>Ustilago</i>	<i>Tilletia</i> , <i>Urocystis</i>
	<i>Aeluropus</i>	<i>Sphacelotheca</i>	—
	<i>Triodia</i>	<i>Ustilago</i>	—
	<i>Eragrostis</i>	<i>Sphacelotheca</i>	—
	<i>Chloris</i>	<i>Ustilago</i> , <i>Sorospo-rium</i> , <i>Sphacelotheca</i> , <i>Tolyposporium</i>	<i>Tilletia</i>

1	2	3	4
Cyperaceae	<i>Bouteloua</i>	<i>Ustilago</i>	—
	<i>Cynodon</i>	<i>Ustilago</i>	—
	<i>Sporobolus</i>	<i>Ustilago, Sphacelotheca, Tolyposporella</i>	<i>Tilletia, Entyloma Melanotaenium</i>
	<i>Aristida</i>	<i>Ustilago, Sphacelotheca, Sorosporium</i>	<i>Tilletia, Urocystis</i>
	<i>Tragus</i>	<i>Ustilago</i>	—
	<i>Hillaria</i>	<i>Ustilago</i>	—
	<i>Holoschoenus</i>	<i>Cintractia</i>	—
	<i>Carex</i>	<i>Cintractia, Cintractiomyxa</i>	—
	<i>Gagea</i>	<i>Ustilago</i>	<i>Urocystis</i>
	<i>Tulipa</i>	<i>Ustilago</i>	—
Liliaceae	<i>Ixiolirion</i>	—	<i>Urocystis</i>
Amaryllidaceae	<i>Papaver</i>	—	<i>Entyloma</i>
Papaveraceae	<i>Trigonella</i>	<i>Thecaphora</i>	—
Leguminosae	<i>Galium</i>	—	<i>Melanotaenium</i>
Rubiaceae	<i>Tragopogon</i>	—	<i>Entyloma</i>
Compositae	<i>Heteracia</i>	—	<i>Entyloma</i>
	<i>Garhadiolus</i>	—	<i>Entyloma</i>
Всего 9	35	9	4

Таблица 29

Состав родов головневых грибов, зарегистрированных на водных растениях

Питающие растения		Роды головневых грибов по семействам	
семейство	род	USTILAGINACEAE	TILLETIACEAE
1	2	3	4
<i>Lycopsidea</i>			
<i>Isoëtaceae</i>	<i>Isoëtes</i>	—	<i>Entorrhiza</i>
<i>Angiospermae</i>			
<i>Monocotyledones</i>			
<i>Potamogetonaceae</i>	<i>Ruppia</i>	<i>Thecaphora</i>	—
	<i>Potamogeton</i>	—	<i>Doassansiopsis</i>
<i>Hydrocharitaceae</i>	<i>Hydrocharis</i>	—	<i>Tracya</i>
<i>Lemnaceae</i>	<i>Spirodela</i>	—	<i>Tracya</i>
<i>Pontederiaceae</i>	<i>Eichhornia</i>	—	<i>Doassansia</i>
<i>Dicotyledones</i>			
<i>Nymphaeaceae</i>	<i>Costalia</i>	—	<i>Entyloma</i>
	<i>Nymphaea</i>	—	<i>Entyloma</i>

1	2	3	4
<i>Callitrichaceae</i>	<i>Callitriche</i>	—	<i>Doassansia</i> <i>Rhizophora</i> <i>Entyloma</i> <i>Doassansia</i>
<i>Halorrhagaceae</i>	<i>Gunnera</i>	<i>Ustilago</i>	—
<i>Lentibulariaceae</i>	<i>Pinguicula</i>	<i>Ustilago</i>	—
	<i>Urticularia</i>	—	<i>Doassansia</i>
<i>Lobeliaceae</i>	<i>Downingia</i>	—	<i>Doassansia</i>
Всего 10	12	2	6

мейства *Ustilaginaceae*. Наибольшее количество видов приходится на роды *Ustilago*, *Tilletia* и др. (см. табл. 28).

В условиях Арктики обнаружены виды 6 родов головневых грибов, которые были найдены на растениях, относящихся к 17 родам и 7 семействам. Среди них преобладают виды родов *Ustilago* и *Entyloma*.

Не менее интересен состав родов головневых грибов, выявленный на однодольных и двудольных растениях, обитающих в водной среде (табл. 29). Здесь на них паразитируют виды, относящиеся к 8 родам, среди которых преобладают роды семейства *Tilletiaceae*. Общим для однодольных и двудольных является род *Doassansia*, а остальные обнаружены только на растениях одного из названных классов.

На травянистых растениях других мест обитания (в умеренных, субтропических и тропических областях земного шара) паразитируют виды не упомянутых выше 9 родов семейства *Ustilaginaceae* и 8 родов семейства *Tilletiaceae*.

В связи с данными, приведенными выше, возник вопрос: нельзя ли использовать подмеченную приуроченность тех или иных родов к определенным жизненным формам и особенно систематическим группам питающих растений как показатель их родства, с одной стороны, а с другой — для решения вопроса о происхождении и эволюции изучаемых грибов.

Известно, что при разработке отдельных вопросов филогении ботаники применяют разнообразные методы исследования, среди которых Н. А. Буш (1959) упоминает «метод иммунитета», а Б. М. Козо-Полянский (1950) — «паразитический метод». Если первый основан на невосприимчивости растений к возбудителям различных заболеваний, то второй позволяет судить о поведении паразитов на питающих растениях, т. е. по их физиологической реакции познаются свойства растений.

Н. И. Вавилов (1918) высказал мысль о том, что исследователь в области экспериментальной генетики может пользоваться сходством реакций, проявленных теми или другими ви-

дами растений по отношению к паразитным грибам как индикатором на родство, а следовательно, в некоторых случаях и на возможность скрещивания и получения гибридов между такими растениями.

На примере ржавчинных грибов П. Дитель (Dietel, 1904, 1914) и В. Г. Траншель (1927, 1939) показали, что специализация паразитов может быть использована для доказательства родственных связей их питающих растений. Эволюция этих грибов шла приблизительно параллельно с эволюцией растений, на которых они паразитируют. По этому поводу В. Г. Траншель (1939) писал: «Специализация паразитизма видов на родственных растениях-хозяевах дает возможность судить иногда по сходству видов грибов о родственных отношениях их растений-хозяев» (стр. 32).

С целью выяснения интересующего нас вопроса, могут ли головневые грибы, как и ржавчинные, служить показателем родства их питающих растений, мы привязали состав родов головневых грибов к семействам питающих растений, используя для этого филогенетические схемы, цветковых растений, предложенные Н. И. Кузнецовым (1936), Н. А. Бушем (1959) и А. Л. Тахтаджяном (1954).

В результате проведенных исследований, на наш взгляд, получились довольно интересные результаты и мы предполагаем в дальнейшем, привлекая и другие группы грибов, работать в этом направлении. Конспективно мы остановимся на примерах, которые заслуживают быть отмеченными.

1. Состав родов головневых грибов на представителях семейств *Helobiae* свидетельствует об искусственности этой группы растений.

2. Факты показывают, что вести *Liliiflorae* из *Helobiae* (как поступает Н. А. Буш) не вполне верно. Семейства *Liliiflorae* связаны между собой главным образом по восприимчивости к видам рода *Urocystis*, отсутствующим у всех представителей *Helobiae*, но имеющимся у *Polycarpicae*. В данном случае головневые грибы «показывают», что прав А. Л. Тахтаджян, который *Liliales* не связывает с *Helobiae*, а ведет их от *Magnoliales*. Здесь связь просматривается по общности рода *Ustilago*, но не лучше ли вести ее от *Ranales* — по общности рода *Urocystis*?

3. Выделение А. Л. Тахтаджяном группы *Glumiflorae* с порядками *Juncales*, *Cyperales* и *Graminales* из *Liliiflorae* (куда их относит Н. А. Буш) вполне обосновано и просматривается на общности головневых грибов. От *Liliales* через *Commelinales* виды упомянутых порядков унаследовали сильную восприимчивость к головневым грибам. Если на видах *Liliales* 6 родов, а *Commelinales* 4 рода, то *Juncales* часть родов получил от *Liliales* и *Commelinales* (*Ustilago*, *Doassansia*), а дру-

гую — только от *Liliales* (*Urocystis*) или только от *Commelinales* (*Tolyposporium*), приобретя свои, отсутствующие у *Liliales* и *Commelinales*, роды (*Sorosporium*, *Cintractia*, *Entorrhiza*). Н. И. Кузнецов связывает *Juncaceae* непосредственно с *Liliiflorae*, что при отсутствии общности рода *Tolyposporium* менее удачно.

Виды порядка *Cyperales* унаследовали от *Juncales* 6 родов из 7 (кроме *Doassansia*) и приобрели 10 родов своих, а *Graminales* приобрели от *Commelinales* 3 рода из 4 (за исключением *Doassansia*), и на них появилось еще 14 своих родов. Наличие 9 общих родов головневых грибов, характерных для *Cyperales* и *Graminales*, свидетельствует о том, что у них были общие отдаленные предки, но довольно разнообразный состав родов, характерных только для *Cyperales* (*Cintractiella*, *Cintractiomyxa*, *Schizonella*, *Entorrhiza*, *Platenella*, *Kunzeomyces*) или для *Graminales* (*Tranzscheliella*, *Tolyposporella*, *Neovossia*, *Testicularia*, *Franzpetrakia*, *Shropshiria* и др.), говорит о длительном пути эволюции растений этих порядков, который они прошли каждый в отдельности.

Весьма заняты взаимоотношения групп растений внутри этих порядков, исходя из восприимчивости отдельных семейств и родов растений к тем или иным родам головневых грибов, но это должно стать предметом самостоятельной публикации.

Однако учитывая, что по восприимчивости к головневым грибам злаки очень сильно отличаются от всех других групп растений, мы на них остановимся подробнее. В настоящее время на них зарегистрированы виды, относящиеся к 17 родам, что составляет 42,5% от всех родов головневых грибов мира. Не все виды злаков одинаково поражаются этими грибами. Распределение родов головневых грибов по трибам злаков приведено в таблице 30. Оказалось, что злаки подсемейства сахароцветных (*Sacchariferae*) более поражаются головневыми грибами, чем подсемейства мятликоцветных (*Poatae*). Если среди сахароцветных оказались восприимчивыми к головневым грибам виды родов 10, или 91%, триб, то из мятликоцветных — 11, или 64,7%, триб, а остальные 6, или 35,3%, триб, виды которых произрастают главным образом в тропиках и субтропиках, не поражаются или, возможно, отсутствуют данные о нахождении на них головневых грибов.

Мятликоцветные объединяют 271 род злаков, из которых на видах 82 (30, 2%) родов головневые показаны. Соответственно сахароцветные насчитывают 295 родов и из них 94 (31,8%) поражающихся. Большая часть родов головневых грибов (14, или 82,3%) встречена на злаках этих двух подсемейств, из которых общими оказалось 11, или 64,5%. Только на мятликоцветных обнаружены виды родов *Tranzscheliel-*

la, *Testicularia* (*Ustilaginaceae*), *Shropshiria* (*Graphiolaceae*) и только на сахароцветных зарегистрированы *Franzpetrakia*, *Farysia* (*Ustilaginaceae*), *Melanotaenium* (*Tilletiaceae*).

Обратил на себя внимание очень интересный факт неравномерного распределения родов головневых грибов (от 1 до 10) по трибам злаков. В подсемействе мятликоцветных наиболее разнообразен состав родов головневых грибов (по 7) у триб злаков, виды которых произрастают в основном в умеренных областях земного шара, а в подсемействе сахароцветных — 9—10 родов грибов на злаках, встречающихся в умеренных и тропических областях.

Удалось подметить, что виды головневых грибов сем. *Tilletiaceae* преобладают на представителях мятликоцветных, а сем. *Ustilaginaceae* — на сахароцветных. Если проследить приуроченность родов головневых грибов к трибам злаков в зависимости от их происхождения по схеме Р. Ю. Рожевиц (1937), то выявится следующее.

В подсемействе мятликоцветных (*Poatae*) и Р. Ю. Рожевиц объединил три серии злаков: *Festuciformes* Avdul., *Phragmitiformes* (Harz) Avdul. и *Bambusiformes* Roshev. Последняя состоит из древних родов злаков, сгруппированных в три трибы, из которых стрептохетовые (*Streptochaeteae*), являющиеся остатками более обширной группы, сохранившейся только в тропических лесах Южной Америки (где условия произрастания наиболее близки к первобытным), как наиболее примитивные, связываются с предками злаков. На них головневые грибы не показаны. От стрептохетовых выводят трибу бамбуковых (*Bambuseae*), на видах некоторых их родов обитают головневые грибы. Это жители тропических и субтропических стран, заходящие и в северное полушарие. Они преобладают в Юго-Восточной Азии. Богат ими Малайский архипелаг. Меньше видов в тропической Америке, в Африке и в Австралии. В отличие от стрептохетовых, бамбуковые представляют собой не вымершую, а эволюционировавшую группу злаков, обитателей тропических и субтропических лесов, а также видов, вышедших на открытые места близ лесов: саванн, прерий, песков и т. п. На видах следующих 5 родов злаков известны головневые грибы рода *Ustilago*: *Bambusa* — древовидные или кустарниковые растения, редко лазающие, встречающиеся в Юго-Восточной Азии, в Индии, Гималаях, Китае, Японии, на Филиппинских островах и в Австралии; *Sasa* — кустарниковые растения Центральной и Восточной Азии, Китая, Японии, Курильских островов и Сахалина, а также Филиппинских островов; *Sasaella* — корневищные кустарники Японии; *Arundinaria* — кустарники или полукустарники, реже лазающие растения тропиков и субтропиков. Многие виды обитают в горах Африки и Азии, из них некоторые поднимаются в

Гималаях до 3700 м над ур. м.; *Phyllostachys* — кустарники или деревья, встречающиеся в Китае, Японии и Индии. Только на видах рода *Chusquea* обнаружены головневые грибы рода *Shropshiria*. Это высокие кустарники или лазающие растения, произрастающие в Южной Америке, в Мексике и на Вест-Индских островах. Некоторые их виды в Перу поднимаются на высоту до 3300—3400 м над ур. м., а в Чили достигают снеговой линии.

Приведенные данные подтверждают нашу мысль о том, что головневые грибы могли возникнуть на древесных растениях, затем они перешли на кустарники и лазающие виды тропического леса, а отсюда — на травянистые растения открытых пространств.

С бамбуковыми Р. Ю. Рожевиц связывает трибу фаровых (*Phareae*), состоящую преимущественно из видов, обитающих в тропических лесах Америки, Африки и Азии. Головневые грибы на них не известны, но их желательно поискать, так как восприимчивость к ним могла быть унаследована от бамбуковых.

Вторая серия подсемейства мятликоцветных — *Phragmitiformes* — состоит из семи триб злаков, распространенных в основном в жарких странах. Они показывают разную восприимчивость к головневым грибам. Так, на злаках триб центотековых (*Centotheseae*) и феноспермовых (*Phaenospermeae*) головневые грибы не известны, а на пяти остальных они показаны, причем в довольно разнообразном составе родов — от 1 до 7. По мнению Р. Ю. Рожевиц, центотековые представляют собой большой филогенетический интерес как древний тип злака, представители которого живут главным образом в тропических лесах Африки, Азии и Америки, а феноспермовые — являются остатком какой-то древней, ныне угасшей группы злаков, встречающихся в Китае, Корее и Японии. Если головневые грибы на их представителях в дальнейшем не будут найдены, не послужит ли это доказательством того, что положение этих злаков в системе не верно, и они должны быть выделены в самостоятельные серии.

Исходя из состава родов головневых грибов, обнаруженных на злаках остальных пяти триб, отнесенных к данной серии, возникает сомнение в правильности положения в системе злаков триб униоловых (*Unioleae*) и коротконожковых (*Brachypodieae*). На видах первой, произрастающих дико только в Америке, известны грибы рода *Ustilago*, а на видах второй, обитающих в умеренных поясах (преимущественно Старого Света), паразитируют грибы родов *Ustilago* и *Tilletia*, между тем как на видах трибы тростниковых (*Arundineae*) известны грибы четырех родов, рисовых (*Oryzeae*) — шести родов и ковылевых (*Stipeae*) — семи родов. Все они унаследовали от

бамбуковых восприимчивость к видам головневых грибов рода *Ustilago*. Общими родами грибов для тростниковых и рисовых являются *Ustilago* и *Neovossia*; соответственно для тростниковых и ковылевых — *Ustilago*, *Sphacelotheca* и *Urocystis*; для рисовых и ковылевых — *Ustilago* и *Tilletia*. Помимо этого, на злаках двух из упомянутых триб обитают головневые грибы, относящиеся к родам, свойственным только рисовым: *Tolyposporium*, *Testicularia*, *Entyloma* и только ковылевым: *Tranzscheiella*, *Cintractia*, *Sorosporium*.

Из приведенных данных напрашивается вывод о том, что с расселением злаков из тропических и субтропических (тростниковые) в частично умеренные (рисовые) и преимущественно умеренные области обоих полушарий (ковылевые) увеличивается состав родов головневых грибов как сем. *Ustilaginaceae*, так и сем. *Tilletiaceae* на их представителях.

Третья серия подсемейства мятликоцветных — *Festuciformes* — объединяет трибы злаков умеренных и холодных областей земного шара. За исключением триб лигеевых (*Lygeae*) и белоусовых (*Nardeae*), на видах которых головневые грибы не известны, остальные показывают довольно сильную восприимчивость к ним. Родами грибов, общими для всех триб, будут *Ustilago* (сем. *Ustilaginaceae*) и *Tilletia*, *Entyloma*, *Urocystis* (сем. *Tilletiaceae*).

Родами грибов, характерными для овсяницевых (*Festuceae*) и полевицевых (*Agrostideae*), будут *Sphacelotheca* и *Thecaphora*. Соответственно общими для овсяницевых (*Festuceae*) и ячменных (*Frumentaceae*) — *Neovossia*; для овсяницевых, полевицевых и овсовых (*Aveneae*) — *Sphacelotheca*, только для полевицевых — *Tolyposporella*; только для овсовых — *Cintractia* и *Sorosporium*.

Эти данные, с одной стороны, показывают родственные отношения между видами этих триб, а с другой — свидетельствуют и о различиях, наступивших у них в процессе эволюции злаков. Что же касается триб лигеевых и белоусовых, то если в дальнейшем на видах их головневые грибы не будут найдены, необходимо будет найти им более верное положение в филогенетической системе злаков.

К подсемейству сахароцветных (*Sacchariferae*) Р. Ю. Рожевиц (1937) относит две серии злаков: *Eragrostiformes* и *Paniciformes*. Как упоминалось выше, злаки относящихся сюда триб показывают сильную восприимчивость к головневым грибам. Из 14 родов головневых грибов, зарегистрированных на их представителях, общими для злаков обеих серий являются *Ustilago*, *Sphacelotheca*, *Sorosporium*, *Tolyposporium*, *Tolyposporella* (сем. *Ustilaginaceae*), *Tilletia*, *Entyloma* (сем. *Tilletiaceae*), встречаемых только на злаках серии *Eragrostiformes* — *Urocystis* и только на злаках серии *Paniciformes* —

Cintractia, *Franzpetrakia*, *Farysia*, *Thecaphora* (сем. *Ustilaginaceae*), *Neovossia* (сем. *Tilletiaceae*). Цифровые данные таблицы 30 показывают различную восприимчивость злаков, объединенных в трибы данного подсемейства, к упомянутым родам головневых грибов.

К серии *Eragrostiformes* отнесены трибы злаков, виды которых преимущественно произрастают в тропических и субтропических странах, но некоторые из них заходят и в умеренные области земного шара. От исходной трибы эрагровых (*Eragrosteae*) хохлатниковые (*Pappophoreae*) заимствовали восприимчивость к видам *Ustilago* и *Sphacelotheca*; хлорисовые (*Chlorideae*) унаследовали восприимчивость ко всем родам головневых грибов, известным на эрагровых (*Ustilago*, *Sphacelotheca*, *Sorosporium* и *Tilletia*), и приобрели отсутствующий у них род грибов — *Tolyposporium*; спороболусовые (*Sporoboleae*) имеют наиболее разнообразный состав родов головневых грибов. От эрагровых они унаследовали восприимчивость к трем родам головневых грибов: *Ustilago*, *Sphacelotheca*, *Tilletia*, но затем на них появились виды родов головневых грибов, отсутствующих на первых: *Tolyposporella* (сем. *Ustilaginaceae*), *Entyloma*, *Melanotaenium*, *Urocystis* (сем. *Tilletiaceae*).

Серия *Paniciformes* является, согласно Р. Ю. Рожевиц, параллельной предыдущей, виды которой в основном также распространены в тропических странах. Исходной трибой данной серии являются просовые (*Paniceae*). На них, по сравнению со всеми другими трибами злаков, обнаружен наиболее разнообразный состав родов головневых грибов (10 родов), из которых 6 относятся к сем. *Ustilaginaceae* и 4 — к сем. *Tilletiaceae*. От просовых Р. Ю. Рожевиц выводит буавинеллиевых (*Boivinelleae*), виды которых встречаются только в тропической Африке. Отсутствие восприимчивости у последних к головневым грибам этого родства не подтверждает. Злаки остальных триб унаследовали от просовых больший или меньший состав родов головневых грибов, причем восприимчивость к родам грибов сем. *Ustilaginaceae* оказалась более сильной, чем к таковым сем. *Tilletiaceae*. Так, мелинисовые (*Melini-deae*) унаследовали от просовых восприимчивость к *Sphacelotheca*, *Cintractia*, *Entyloma*; цойсиевые (*Zoysieae*) — к *Ustilago*, *Sphacelotheca* и *Tilletia*; майсовые (*Maydeae*) — к *Ustilago* и *Tilletia*. По отсутствию восприимчивости к головневым грибам сем. *Tilletiaceae* трибы злаков арундинеллиевых (*Arundinelleae*) и сорговых (*Andropogoneae*) стоят особняком. Злаки обеих названных триб имеют четыре общих рода головневых грибов: *Ustilago*, *Sphacelotheca*, *Sorosporium*, *Tolyposporium*. Они же присутствуют и у злаков трибы просовых. По общности рода *Cintractia* сорговые и мелинисовые имели отда-

ленного общего предка, однако сорговые в процессе дальнейшей эволюции приобрели как только им характерные роды грибов (*Farysia* и *Franzpetrakia*), так и имеющиеся на злаках других триб подсемейства мятликоцветных — *Poatae* (*Thecaphora*).

Суммированные данные, касающиеся поражаемости родов злаков головневыми грибами в зависимости от их географического распространения и местообитания, представлены в таблицах 31 и 32. Анализ их позволяет сделать следующие выводы. Из 17 родов головневых грибов, известных на злаках, 14 (82,3%) обнаружены на растениях, произрастающих в тропиках и субтропиках; такое же количество родов головневых грибов оказалось на злаках, которые обычно обитают в тропиках и субтропиках, но отчасти заходят и в умеренные широты. При одинаковом количестве родов наблюдаются некоторые качественные различия, а именно: на злаках первой группы обитают головневые грибы, относящиеся к родам *Franzpetrakia*, *Farysia* и *Shropshiria*, отсутствующие у второй, но зато на злаках последней появились виды родов головневых грибов, не встреченных на первой: *Tranzscheliella*, *Thecaphora*, *Melanotaenium*. Остальные 11 родов грибов оказались общими для обеих групп злаков. Наименьшее количество родов головневых грибов — 8, или 47%, встречено на злаках, произрастающих в умеренных и холодных широтах. Качественный состав их виден из данных таблицы 31. В этих условиях обращает на себя внимание уменьшение поражаемости злаков головневыми грибами сем. *Ustilaginaceae* за счет большего развития грибов сем. *Tilletiaceae*. Приведенный материал наводит на мысль о том, что головневые грибы семейств *Ustilaginaceae* и *Graphiolaceae* возникли в тропических областях, а семейства *Tilletiaceae* — в умеренных.

Сказанное находит подтверждение и в данных, касающихся поражения головневыми грибами родов злаков. Так, наибольшее поражение показывают виды родов злаков, произрастающих в тропиках и субтропиках, — 90,7%, им уступают злаки умеренных и холодных широт — 58,7%, а также злаки, обитающие в тропиках и субтропиках, но заходящие в умеренные широты, — 53,2%.

По семействам головневых грибов выявилась определенная закономерность:

а) наибольшее количество головневых грибов сем. *Ustilaginaceae* зарегистрировано на злаках, произрастающих в тропиках и субтропиках, — 78,9%, им уступают виды родов злаков, обитающих в тропиках и субтропиках, но заходящих и в умеренные широты, — 33,5%, и злаки умеренных широт — 27,3%;

б) в сем. *Tilletiaceae* наблюдается обратная картина: на

**Поражаемость родов злаков головневыми грибами
в зависимости от географического распространения**

Семейства и роды грибов	Злаки тропиков и субтропиков — 89 родов			Злаки тропиков и субтропиков, заходящие в уме- ренные области — 36 родов			Злаки умеренных и холодных об- ластей — 59 родов		
	всего родов	% от 89	% от 176	всего родов	% от 36	% от 176	всего родов	% от 59	% от 176
USTILAGI- NACEAE									
<i>Ustilago</i>	54	60,7	30,7	25	69,5	14,2	43	72,9	24,4
<i>Tranzschelia</i>	—	—	—	1	2,8	0,6	—	—	—
<i>Cintractia</i>	4	4,5	2,3	3	8,3	1,7	—	—	—
<i>Franzpetrakia</i>	1	1,1	0,6	—	—	—	—	—	—
<i>Testicularia</i>	1	1,1	0,6	1	2,8	0,6	—	—	—
<i>Sphacelotheca</i>	36	40,5	20,5	14	38,9	7,9	3	5,1	1,7
<i>Farysia</i>	1	1,1	0,6	—	—	—	—	—	—
<i>Sorosporium</i>	32	35,9	18,2	9	25	5,1	1	1,7	0,6
<i>Thecaphora</i>	—	—	—	2	5,6	1,1	2	3,4	1,1
<i>Tolyposporium</i>	10	11,2	5,9	4	11,1	2,3	—	—	—
<i>Tolyposporella</i>	2	2,2	1,1	2	13,9	1,1	—	—	—
TILLETI- ACEAE									
<i>Neovossia</i>	2	2,2	1,1	2	5,6	1,1	1	1,7	0,6
<i>Tilletia</i>	14	15,7	7,9	16	44,4	9,1	27	45,8	15,3
<i>Entyloma</i>	2	2,2	1,1	8	22,2	4,5	16	27,1	9,1
<i>Melanotaenium</i>	—	—	—	2	5,6	1,1	—	—	—
<i>Urocystis</i>	2	2,2	1,1	7	19,4	3,9	14	23,7	7,9
GRAPHIO- LACEAE									
<i>Shropshiria</i>	1	1,1	0,6	—	—	—	—	—	—

Примечание. Цифры показывают число родов злаков, на которых зарегистрированы головневые грибы в мире.

первом месте находятся виды родов злаков, обитающие в умеренных и холодных широтах, — 31,4%, затем злаки тропиков и субтропиков, но встречающихся и в умеренных широтах — 19,7% и злаки тропиков и субтропиков — 11,2%.

Если проследить приуроченность родов головневых грибов к злакам в зависимости от их местообитания (табл. 32), то обращает на себя внимание следующее: состав родов головневых грибов неодинаков на злаках различных местообита-

ний. Наиболее разнообразен он на злаках, произрастающих в саваннах и пампасах тропиков и субтропиков, — 12 родов, или 70,6% от общего количества родов, обнаруженных на злаках, с преобладанием родов сем. *Ustilaginaceae*. Наименее разнообразен он на злаках умеренных поясов, обитающих на песках (4 рода, или 23,5%), на лугах (5 родов, или 29,4%), с преобладанием родов сем. *Tilletiaceae*, и в лесах (6 родов, или 35,3%); с равным количеством родов обоих семейств головневых грибов.

Дальнейшие исследования в этом направлении, возможно, вскроют и другие закономерности, обуславливающие развитие и распространение отдельных групп грибов по флористическим областям земного шара.

4. Н. И. Кузнецов рассматривает *Piperales* как стоящий особняком в системе цветковых растений. Это «подтверждают» и головневые грибы, обнаруженные на его представителях. По наличию на них видов рода *Pericladium* его нельзя вести от *Magnoliales*, как поступают Н. А. Буш и А. Л. Тахтаджян. В данном случае по общности рода *Pericladium* просматривается связь с *Malvales* (сем. *Tiliaceae*). Возможно, у этих двух групп растений имелись отдаленные общие предки.

5. Положение *Urticales* в упомянутых трех системах цветковых растений различно. По составу родов головневых грибов на их представителях *Urticales* должен быть выделен из группы *Amentiferae*, куда их отнес А. Л. Тахтаджян. Выводить их, очевидно, следует не из *Hamamelidales*, на видах которого головневые грибы не показаны, а из каких-то других групп. Произведенный анализ наводит нас на мысль о том, что, возможно, у *Urticales*, *Rosales* и *Leguminosales* имелись близкие предки, которые и передали им восприимчивость к одним и тем же родам головневых грибов (*Ustilago*, *Thecaphora*, *Entyloma*). Связывать *Urticales* с *Fagales*, как поступают Н. И. Кузнецов и Н. А. Буш, не позволяет отсутствие у последнего восприимчивости к головневым грибам.

6. Н. А. Буш и Н. И. Кузнецов считают, что порядок *Polygonales* родственен с порядком *Urticales* (посредством сем. *Urticaceae*). Это родство подтверждается и общностью трех родов головневых грибов: *Entyloma*, *Ustilago* и *Thecaphora*, но затем растения первого приобретают и дополнительный состав родов (*Liriodendron*, *Sphacelotheca*, *Sorosporium*, *Melanopsichium*, *Tilletia*), что свидетельствует о возникновении нового качества в процессе эволюции.

А. Л. Тахтаджян, в отличие от них, ведет *Polygonales* от *Caryophyllales*. В данном случае прослеживаются четыре общих рода, но у каждого порядка имеются еще и отдельные роды, свойственные каждому из них. Вероятно, в данном случае положение *Polygonales* в системах Н. А. Буша и Н. И. Кузне-

Состав родов головневых грибов на злаках в зависимости

Местообитания злаков (по Р. Ю. Рожевиц)	Всего родов злаков	Из них поражающихся		<i>Ustilago</i>	<i>Tranzscheliella</i>	<i>Cintractia</i>	<i>Franzpetrakia</i>	<i>Testicularia</i>	<i>Sphaelotheca</i>
		количество	%						
Леса тропические	20	4	20	3	—	—	—	—	3
Леса умеренные	13	8	61,5	7	—	—	—	—	1
Луга	18	11	60,1	10	—	—	—	—	1
Саванны тропические и субтропические	11	8	76,4	7	—	—	1	1	9
Саванны Южной Америки	10	9	90	6	—	—	—	—	7
Саванны Северной Америки	8	8	100	5	—	—	—	—	8
Саванны тропической Азии	7	6	85,7	4	—	—	1	—	6
Саванны кустовых злаков тропиков и субтропиков	41	29	70,7	24	—	3	—	—	18
Пампасы	10	10	100	10	—	2	—	—	8
Степи луговые	7	4	57,1	4	1	1	—	—	1
Степи ковыльно-типчаковые	5	3	60	3	1	1	—	—	1
Прерии высокотравные Северной Америки	5	4	80	3	—	2	—	—	3
Прерии кустовых злаков западных штатов США	5	5	100	5	—	1	—	—	1
Прерии низкотравные Скалистых гор	6	6	100	6	—	1	—	—	2
Пески умеренного пояса	6	2	33,2	2	—	—	—	—	—
Пески тропические и субтропические	17	11	64,7	9	—	—	—	—	9
Пустыни Средней Азии	17	13	76,5	12	1	1	—	—	3
Пустыни других стран	17	11	64,7	10	1	1	—	—	5
Солончаки приморские и солончаковые	24	16	66,6	15	—	—	—	—	5
Гидрофиты	16	7	43,7	7	—	—	—	—	3

Примечание. Цифры показывают количество родов злаков, на

от их местообитания

Сем. <i>USTILAGINACEAE</i>						Сем. <i>TILLETIACEAE</i>								Сем. <i>GRAPHIO-LACEAE</i>			
<i>Farysia</i>	<i>Sorosporium</i>	<i>Thecaphora</i>	<i>Tolyposporium</i>	<i>Tolyposporella</i>	Всего родов грибов	из них поражающихся		<i>Neovossia</i>	<i>Tilletia</i>	<i>Entyloma</i>	<i>Melanotaenium</i>	<i>Urocystis</i>	всего родов грибов	из них поражающихся		<i>Shropshiria</i>	всего родов грибов
						количество	%							количество	%		
—	3	—	3	1	5	4	20	—	3	1	1	—	3	1	5	1	9
—	—	—	—	—	3	8	61,5	—	7	4	—	4	3	—	—	—	6
—	—	—	—	—	2	15	83,5	—	11	12	—	7	3	—	—	—	5
1	7	—	5	1	8	3	27,3	—	7	3	1	3	4	—	—	—	12
1	7	1	5	—	6	3	30	—	3	1	—	—	2	—	—	—	8
—	6	1	3	1	6	2	25	—	2	1	—	—	2	—	—	—	8
—	5	1	2	2	7	2	28,6	1	2	1	—	—	3	—	—	—	10
—	14	—	5	3	6	11	26,8	—	11	2	1	2	4	—	—	—	10
—	4	3	3	1	7	6	60	1	7	3	1	3	5	—	—	—	12
—	1	—	—	—	5	6	85,7	1	6	3	—	3	4	—	—	—	9
—	1	—	—	—	5	4	80	—	4	2	—	3	3	—	—	—	8
—	2	—	1	1	6	2	40	—	2	—	—	2	2	—	—	—	8
—	1	—	—	—	4	5	100	—	5	3	—	3	3	—	—	—	7
—	2	—	—	—	4	4	66,6	—	4	1	—	3	3	—	—	—	7
—	—	—	—	—	1	4	66,6	—	4	2	—	2	3	—	—	—	4
—	7	—	3	1	5	7	41,2	—	7	2	1	1	4	—	—	—	9
—	3	—	1	—	6	13	76,5	—	12	3	—	8	3	—	—	—	9
—	3	—	—	1	6	4	23,5	—	4	1	1	2	4	—	—	—	10
—	2	1	1	1	6	11	45	—	10	7	1	4	4	—	—	—	10
—	3	—	2	1	5	8	50	2	3	5	—	1	4	—	—	—	9

которых зарегистрированы головневые грибы.

цова более правильно, так как наличие родов (*Glomosporium*, *Tolyposporium*), характерных только для *Caryophyllales* и не воспринятых от них *Polygonales*, говорит о их большей отдаленности.

7. Группу *Centrospermae* (*Plumbaginales*, *Polygonales*, *Caryophyllales*) А. Л. Тахтаджян ведет от *Ranales* через *Caryophyllales*. Это, возможно, не совсем удачно, так как на представителях половины семейств встречаются виды рода *Thecaphora*, отсутствующие у *Ranales*. Очевидно, вернее положение этой группы растений в системах Н. И. Кузнецова и Н. А. Буша. Они выводят ее из *Urticales*, от которых *Caryophyllales* унаследовали восприимчивость к трем родам головневых грибов: *Ustilago*, *Thecaphora* и *Entyloma*.

8. *Primulales* Н. А. Буш выводит как боковую ветвь от *Centrospermae*, Н. И. Кузнецов — от *Bicornes*, а А. Л. Тахтаджян — от *Theales*. Проследим восприимчивость этих групп растений к головневым грибам. На видах *Primulales* довольно разнообразный состав головневых грибов (6 родов), с *Centrospermae* их сближает общность рода *Entyloma*, с *Bicornes* — восприимчивость к родам *Entyloma* и *Urocystis*. На видах *Theales* головневые грибы не показаны. Учитывая это, может быть можно по общности родов *Entyloma* и *Urocystis* связать их не с *Theales*, а с *Rosales*?

9. Положение *Geraniales* в системе А. Л. Тахтаджяна более правильно. Он ведет их от *Rosales*, от которых они заимствовали восприимчивость к родам *Ustilago*, *Entyloma* и *Urocystis*. Н. А. Буш и Н. И. Кузнецов связывают их с *Malvales*. Общих родов у них один — *Entyloma*.

10. По общности родов головневых грибов положение *Umbelliflorae* в системе А. Л. Тахтаджяна более правильно. Он связывает их с *Rosales*, а не с *Rhamnales*, как поступает Н. И. Кузнецов.

11. Н. А. Буш отмечает, что *Contortae* и *Tubiflorae*, по-видимому, произошли от общих предков. Серодиагностика также подтверждает близкое родство этих групп растений. Раз так, то естественно возникает вопрос: почему *Tubiflorae* имеет довольно разнообразный состав родов головневых грибов (8), а у *Contortae* их два: *Ustilago* и *Burrillia*? Упомянутые роды имеются и у представителей *Tubiflorae*. Следовательно, от общего предка названные группы растений унаследовали восприимчивость к *Ustilago* и *Burrillia*, но затем на *Tubiflorae* появились и другие головневые грибы, относящиеся к другим 6 родам, что свидетельствует о тех глубоких изменениях, которые у них произошли в процессе эволюции.

По многим признакам, как отмечает Н. А. Буш, *Tubiflorae* сближается с *Rosales*. Эту родственную связь «подтверждают» и головневые грибы. Общие роды для них будут: *Ustilago*, *The-*

caphora, *Entyloma*, *Urocystis* и *Doassansia*. Наличие на *Rosales* рода *Ustacystis*, а на *Tubiflorae*: *Burrillia*, *Schroeteria*, *Melanotaenium* подчеркивает в то же время их различия.

12. По наличию видов рода *Melanotaenium* на представителях порядков *Campanulales* и *Asterales* они близки к *Tubiflorae*. В системе А. Л. Тахтаджяна они и поставлены рядом, что нам кажется удачным, однако связывать их с *Rosales* через посредство *Gentianales* менее правдоподобно, так как общих родов у них один — *Ustilago*, тогда как состав родов головневых грибов у *Rubiales* полностью встречен у представителей *Campanulatae*.

Приведенные данные далеко не исчерпывают весь тот фактический материал, который был получен при нашем исследовании. Мы убеждены в том, что дальнейшая разработка затронутого вопроса с привлечением и других групп паразитных грибов позволит не только установить родственные связи между систематическими группами растений, но ближе подойти к раскрытию закономерностей филогенеза питающего растения и паразита.

Мы всецело разделяем мнение А. Капустинского (1939), который, касаясь современного состояния вопроса о применении паразитологического метода в систематических исследованиях и перспектив его развития, писал: «Как и все методы в систематике, паразитический метод имеет ориентировочное значение при установлении путей эволюционного процесса и при построении филогении растений в смысле подтверждения правильности тех или иных филогенетических концепций, полученных другими способами.

Внедрение в систематику метода паразитологии, основанного не только на одном принципе морфологического сходства грибных паразитов, но также и на проверке этого сходства экспериментальными средствами (путем чистых культур и перекрестного заражения), представляет собой дело ближайшего будущего, и если до сих пор по этому методу в экспериментальной систематике не уделялось должного места, то можно предполагать, что в дальнейшем он привлечет к себе особое внимание и получит особенно широкое развитие» (стр. 172).

Глава VI

ОБСУЖДЕНИЕ МАТЕРИАЛОВ И ВЫВОДЫ

На примерах, разобранных в настоящем обзоре, характеризующих особенности микофлоры отдельных ландшафтных зон и вертикальных поясов в зависимости от типов растительности и экологических условий, качественного и количественного состава отдельных систематических групп грибов и сложного сочетания их исторических, генетических и особенно географических элементов, выявленных на изучаемой территории Казахстана, ясно видно, что грибные организмы, как и другие живые существа, на всем пути своего исторического развития находятся в единстве со средой.

На заре зарождения грибов в палеозое, при небольших континентах, мировой океан был огромен. Наряду с развитием водорослей в водоемах и произрастанием на участках суши псилофитов (силур), образовавших могучие густые болотные леса, оставившие нам запасы каменного угля, были уже известны низшие грибы и появились первые аскомицеты. Грибы, как гетеротрофные организмы, должны были выработать своего рода приспособления, позволившие им эволюционировать как в направлении использования органических веществ, являющихся продуктами жизнедеятельности гетеротрофов, так и автотрофов.

Естественно возникает вопрос: какой же тип питания у грибов появился первым — сапрофитный или паразитный? По мнению многих микологов (Курсанов, 1940; Головин, 1958; Горленко, 1959 и др.), первичным способом питания у них следует признать сапрофитное, свойственное и большинству ныне живущих видов грибов. Однако высказываются и другие мнения. Так, Д. В. О. Савил (Savile, 1955) считает, что паразитизм у грибов древнее сапрофитизма.

Признавая первичным сапрофитный тип питания у грибов, Л. И. Курсанов (1940) вместе с тем отмечает, что провести между сапрофитами и паразитами резкую грань нельзя,

так как они связаны между собой переходами и эволюционно выводятся один из другого. По этому поводу Н. А. Наумов (1955) писал, что отнесение того или иного гриба к категории паразитов или сапрофитов, т. е. признание стойкости этих категорий, неправильно, так как в природе резких границ между ними нет. Они появились в науке по мере того, как учеными создавались искусственные границы между этими двумя типами питания: сапрофитным и паразитным. Один и тот же организм (например, *Stachybotrys alternans* Bouard и многие другие) может представиться в зависимости от возраста и условий развития то как сапрофит, то как паразит. Правда, замечает он, что из этого общего правила имеются исключения.

П. Н. Головин (1958) считает, «что паразитизм и сапрофитизм представляют собой разновидности гетеротрофного питания, без резкой границы между ними» (стр. 40) и далее: «Вместе с тем мы не можем утверждать, что в пределах типа грибов, и более того, в пределах классов и других систематических категорий те или иные систематические группы грибов, характеризующиеся облигатным паразитизмом, стоят эволюционно выше других групп, ведущих сапрофитный образ жизни» (стр. 41).

Исходя из современных данных биохимии и физиологии, космогонии и палеонтологии, напрашивается вывод о том, что гетеротрофность возникла на изначальных этапах становления жизни на нашей планете и является свойством, которым были наделены самые первые представители органического мира (Опарин, 1957). По мнению Б. А. Рубина и Е. В. Арциховской (1960), имеются все основания считать, что различные направления эволюционного развития первоначальных форм жизни включали и первичные формы паразитизма.

Все это дает нам основание предположить, что появившиеся первичные грибы, унаследовав от своих отдаленных предков гетеротрофность, не были строго специализированы в отношении питания. Находясь в водной среде, они могли эволюционировать как в сторону сапрофитного, так и паразитного питания, причем проявление не строго фиксированных свойств паразита или сапрофита могло быть обусловлено конкретными условиями их жизни.

С переходом грибов на сушу, где чрезвычайно разнообразны экологические условия и особенно источники питания, способствующие изменению типа обмена веществ, создаются наиболее благоприятные условия для дальнейшей эволюции, что обусловило появление более высоко организованных групп высших грибов. Так, в девоне, кроме псилофитов, произраставших и в силуре, появились первые хвощи, плауновые и па-

поротники, являющиеся субстратами для многих групп грибов.

Известно, что климат определяет не только качественные различия флоры и фауны в неодинаковых ландшафтных зонах, но и сказывается на количестве представленных в них видов. В связи с этим, естественно, возникает вопрос: всегда ли существовала на нашей планете климатическая зональность? Имеющиеся фактические данные позволили Л. Б. Рухину (1955) высказать мысль о том, что постоянно существовали климатические зоны. Однако древние климатические зоны не совпадали с современными. Причиной смещения климатических зон являются поднятия и опускания обширных участков земной коры, обусловленные тектоническими движениями. Смещение древних климатических зон, по сравнению с современными, является следствием изменения положения оси вращения земли.

Климат верхнего палеозоя, судя по растительности каменноугольного и пермского периодов, обнаруживает ясную зональность. А. Н. Криштофович (1957) выделяет для этих периодов три флористических области: Вестфальскую (тропическую), к северу от нее — Тунгусскую (умеренную) и к югу — Гондванскую (умеренную). П. Г. Радченко (1957) на основании анализа раннекаменноугольных флор Евразии приходит к выводу, что уже с самого начала каменноугольного периода в Евразии появилась климатическая дифференциация и вызванная ею ботанико-географическая зональность. Он различает следующие три зоны, которые вряд ли имели сколько-нибудь резкие границы между собой: Средиземноморская, Шотландско-Казахстанская и Северо-Евразийская. Автор допускает, что в раннекаменноугольное время на большей части территории Казахстана (возможно, Киргизии и Узбекистана) существовал умеренно-теплый и умеренно-влажный климат, характерный для всей Шотландско-Казахстанской зоны.

На мезозойских материках М. Г. Попов (1954), основываясь на составе ископаемых флор этой эры, констатирует существование двухзональной суши. На континентах образовались континентальные по климату области: сухие в тропической зоне и сухие, а также более холодные, субтропические по тепловому режиму — в приполярных половинах полушарий, к северу или югу от 44° ш. На континентах развиваются голосеменные, завоевавшие все большие пространства суши между 45 и 90° ш., а птеридофиты сохраняются на островах и приморских окраинах континентов. В конце мезозоя и в кайнозое развивается третья холодная зона. Покрытосеменные растения, наиболее приспособленные к ксерофильным и криофильным условиям, становятся господствующими на суше, а папоротникообразные и голосеменные подавляются ими.

Для объяснения всех тех изменений, которые, несомненно, имели место у грибов в связи с переходом их от водного образа жизни к наземному существованию и приспособлением видов к новым питающим субстратам, прослеживающихся в различных систематических группах на эволюции как бесполой спороношений, так и плодовых тел, достигших большого разнообразия у сумчатых и базидиальных грибов, мы исходим из методологической предпосылки диалектического материализма, рассматривающей понятия внутреннего и внешнего в диалектическом единстве.

Органическая эволюция совершается в реальном единстве организма и среды. Ее нельзя понять, исходя из неверной односторонней методологической предпосылки, предполагающей либо примат организма, либо примат среды. Подлинным внутренним является ни организм, ни условия внешней среды, а их действительное единство.

Из материалов, изложенных выше, следует, что изменения в условиях жизни организмов (грибов) становятся фактором эволюции, лишь влияя на обмен веществ, изменяя тип обмена веществ. Исследования Е. Контино (Contino, 1955) показали, что обмен веществ и выявленные при этом физиологические критерии (физиология питания, биохимические процессы в клетках и синтетические способности) могут быть использованы для установления филогенетических связей между отдельными группами водных фикомицетов: *Chytridiales*, *Blastocladales*, *Saprolegniales*, *Leptomitales*, *Peronosporales* (сем. *Pythiaceae*). Автором установлены глубокие различия между одножгутиковыми и двужгутиковыми группами. Среди одножгутиковых групп у *Blastocladales* синтетические способности эволюционно стоят выше, чем у *Chytridiales*. Из двужгутиковых по синтетическим способностям очень близки порядки *Leptomitales* и *Peronosporales*, а *Saprolegniales* несколько отличается от этих двух. На основании данных о физиологических и биохимических особенностях была составлена филогенетическая схема порядков водных фикомицетов.

Признание ведущего синтезирующего значения обмена веществ не дает примат ни организму, ни среде, а подчеркивает лишь примат их действительного единства. С появлением организма последний относится к условиям существования не как к внешнему, а в единстве со средой образует действительное целое, подчиненное своей внутренней закономерности. Отсюда следует, что подлинным носителем этого внутреннего, т. е. единства организма и среды, является обмен веществ (ассимиляция и диссимиляция). Каков тип обмена веществ, таков и организм. Нет сомнения в том, что тип обмена веществ у видов таких групп грибов, как *Archimycetes*, *Phycomycetes*, *Ascomycetes* и *Basidiomycetes*, весьма различен, если

даже в пределах только водных фикомицетов он оказался довольно многообразным. Обмен веществ у грибов, да и у других организмов, зависит от тех условий, в которых он совершается. Однако условия внешней среды не являются единственной причиной развития организмов.

Мичуринское учение признает, что природа наследственных изменений связана с условиями внешней среды, но оно не считает, что условия жизни изменяют наследственность организмов по своему произволу. Условия внешней среды являются необходимым и постоянным фактором органической эволюции. Но они не определяют характер органической эволюции в целом. Для этого необходимо еще учитывать структуру организма, т. е. его материальную организацию.

На самом же деле роль среды в органической эволюции сводится к тому, что она является первоисточником, из которого строит себя организм, необходимым условием протекания жизненных процессов, онто- и филогенеза; необходимым источником изменения организма путем обострения внутренних противоречий, благодаря чему человек получает возможность влиять на природу организма, и последний изменяется в нужном направлении.

В процессе эволюционного развития не внешние условия произвольно изменяют организм, а сам организм изменяется, ассимилируя новые условия.

Этим мы объясняем многие имеющиеся у нас факты, касающиеся наблюдающихся различий в диагнозах у видов, описанных по сборам с других мест СССР или мира, по сравнению с образцами данных видов, собранных в Казахстане. Они проявляются в изменении размеров плодовых тел и бесполох спороношений, в характере вызываемых ими симптомов, месторасположении спороношений, в деталях строения спор, их окраске и т. п., что, естественно, свидетельствует о тех изменениях, какие произошли у грибов под влиянием своеобразных условий жизни. Эти данные могут послужить в какой-то мере материалом, касающимся вопроса критерия вида и видообразования у грибов.

Особенность микофлоры Казахстана проявляется и в том, что для некоторых грибов зарегистрированы новые местонахождения, ранее не отмеченные для СССР, в частности в Средней Азии, или известные в СССР только по находкам в Казахстане и другим флористическим районам земного шара; установлены случаи обнаружения отдельных видов в совершенно несвойственных им местообитаниях; выявлены многие семейства, роды и особенно виды питающих растений, на которых прежде не были зарегистрированы те или иные группы грибов.

Грибы, как и другие организмы, не могут ассимилировать

любые условия. Следовательно, не только обмен веществ и структура организма изменяются под влиянием условий жизни, но и обмен веществ и требование определенного условия находится в зависимости от специфического строения белковых тел. Это видно из тех фактов, упомянутых в настоящем обзоре, что различные организмы (грибы разных систематических групп), находясь в одних и тех же условиях, по-разному осуществляют обмен веществ со средой.

Отражением связи грибных организмов со средой является также географический спектр микофлоры, построенный на примере изучения ареалов главным образом головневых и других групп грибов. Он свидетельствует о разновозрастности слагающих его элементов и позволил наметить основные этапы их формирования на изучаемой территории. Наиболее многочисленными оказались грибы бореального типа ареалов, ему уступают виды ксерофильного и космополитного типов ареалов.

Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что основной состав современной микофлоры Казахстана имеет общий генезис с микофлорой Северной Америки и Евразии. Он начал формироваться еще тогда, когда эти материки составляли одно целое, а именно: исходя из теории А. Вегенера, в третичном периоде, и происходит от аркто-третичной микофлоры. После потери связи Северной Америки с Евразией (в конце третичного периода, а на севере — лишь в четвертичном периоде) микофлора Европы и Азии (а следовательно, и Казахстана) формировалась совместно, что подтверждают грибы, объединенные нами в палеарктический класс ареала, характеризующийся разновозрастными элементами: наиболее древними — третичными и наиболее молодыми — четвертичными видами. Часть видов грибов формировалась совместно с микофлорой Сибири, что подтверждает общность истории развития растительного покрова Западной Сибири и Казахстана.

Довольно большой процент микофлоры Казахстана составляют виды ксерофильного типа ареала. Сюда мы относим грибы, объединенные в древнесредиземноморский класс ареала, сформировавшийся, очевидно, в конце миоцена или в начале плиоцена, а также эндемичный класс ареала.

Анализ казахстанского эндемизма микофлоры свидетельствует о том, что основным источником его формирования была ксерофильная флора Древнего Средиземья и меньше — бореальная флора. Современное распространение эндемичных видов грибов показывает, что на территории Казахстана имеются различные центры видообразования, представленные разновозрастными эндемичными элементами. Несомненно, что эти видообразовательные центры возникли еще в

третичном периоде (Алтайский, Тяньшанский) или даже в палеозое (Каратауский, Чу-Илийский). В составе флоры последних выявлены палеотропические африканские и родственные им виды, средиземноморско-туранские автохтонные виды. Одни центры имеют в своем составе консервативные древние элементы (центры затухающего видообразования), а другие — прогрессивные, молодые элементы (центры расцвета видообразования).

В Казахстане известны грибы, которые не выходят за пределы Азии, и они могут быть объединены в азиатский класс ареала.

Космополитный тип ареала состоит из одного космополитного класса и четырех групп ареалов: космополитной, культурной, адвентивной и спонтанной. Грибы последних трех групп сопутствуют культурным, сорным или дикорастущим растениям, многие из которых имеют древнесредиземноморское родство или являются выходцами тропических и субтропических областей. Последние проникли в умеренные области с культурой или как сорные в посевах, и вместе с ними расширили свои ареалы грибы, обычно сопутствующие им.

Известно, что в одних случаях ареалы паразитов и питающих растений совпадают; это характерно для грибов, приуроченных к определенным растениям (стенофагия); в других — ареалы паразитов и питающих растений совпадают лишь частично (эврифагия), что свойственно видам, которые более специализированы в отношении требований к климатическим условиям, чем их питающие растения, и ареалы грибов будут меньше, чем ареалы питающих растений; в третьих — ареалы питающих растений шире, чем паразитов, что ясно говорит о их различных требованиях к условиям жизни.

Известно немало фактов, когда внешние условия имеют большое значение не только в появлении паразита и возникновении заболевания, но и в дальнейшем его развитии. В таких случаях влияние их может быть прямое — на паразита и косвенное — через посредство питающего растения. Под влиянием внешних условий паразит может улучшить или ухудшить или даже прекратить свое развитие. Растения, изменяясь под влиянием условий жизни, могут повысить устойчивость к возбудителям заболеваний или наоборот — восприимчивость к ним. Мы разделяем мнение М. С. Дунина (1946), который считает, что иммунитет растений должен рассматриваться не как статическое свойство, а как динамический процесс взаимодействия между питающим растением, возбудителем его болезни и внешними условиями. Распределение числа видов паразитных грибов в зависимости от высоты организации питающих растений, на которых они обитают, вид-

но из данных таблицы 33. Из них следует, что эволюция растительного мира, приведшая к большой численности и разнообразию видов различных систематических групп, обусловила и увеличение числа видов паразитных грибов. Если общее количество грибов насчитывает в настоящее время примерно 200 000 видов (Bisby, 1933), то на паразиты приходится 42 000 видов, выявленных более чем на 11 000 видах питающих растений (Seymour, 1929), из 160 000—200 000 видов, известных в мире (Вульф, 1936).

Таким образом, видно, что параллельно с эволюцией питающих субстратов (растений и животных) шла и эволюция грибов. В настоящее время отсутствуют итоговые данные о численности грибов в прежние геологические периоды. Однако имеющиеся сведения о количестве видов растений (в девоне — 12 000, в карбоне — 26 000, в пермотриасе — 43 000, в юре — 60 000, в меловом — 100 000 видов, а в третичном и четвертичном периодах они должны были увеличиться в 4 — 5 раз) ясно, по мнению Е. В. Вульфа (1936), говорят о процессе постепенного обогащения их числа, сопровождавшегося процессом усовершенствования их организации, и позволяют предположить аналогичный путь развития и у грибов.

Палеомикология, изучающая грибные организмы минувших геологических периодов, свидетельствует о том, что комплексы фоссильных грибов различных периодов отличаются между собой. Разнообразие древней микофлоры прослеживается и на реликтовых элементах, имеющих в составе современной микофлоры Казахстана. Они разновозрастны и ведут свое происхождение большей частью с третичного периода, но обнаружены как более молодые — ледниковые — реликты, так и более древние — мезозойские — меловые реликты. Они в основном сосредоточены в горных системах, где многообразны условия обитания, а также в пустынях Казахстана.

Распределение микофлоры в зависимости от вертикальной поясности подчинено тем же закономерностям, какие имеют

Таблица 33
Распределение числа видов паразитных грибов в зависимости от высоты организации групп питающих растений (по Seymour, 1929, из Вульфа, 1936)

Группы питающих растений	Численность видов (приблизительно)	
	растений	грибов на них
Водоросли	53	72
Грибы	473	808
Лишайники	57	88
Мхи	44	118
Папоротникообразные	111	249
Голосеменные	184	3733
Однодольные	1861	6454
Двудольные	7527	30000
Животные	772	1110

место и при расселении цветковых растений в горах. Наибольшее количество и наиболее разнообразный систематический состав грибов приходится на кустарниково-разнотравно-степной и нижний лугово-лесной пояса, постепенно убывая как по направлению вверх от них (в субальпийском и альпийском поясах), так и вниз (в пустынный пояс), т. е. на высотах лесных рефугиумов прошлого, где в основном сосредоточены и реликтовые элементы.

К последним, на наш взгляд, следует отнести обнаруженные пустынные виды грибов, неоднократно упоминавшиеся в тексте: например, *Battarrea phalloides* и др., в кустарниково-разнотравно-степном и лугово-лесном поясах Алтая, Тянь-Шаня и Кавказа, на высотах от 900 до 2000 — 2200 м над ур. м. Подобные микологические находки подтверждают также мнение ботаников о том, что до поднятия обширных пространств на современную их высоту на них существовала настоящая пустыня, а высокогорные пустыни сложились не в результате заселения поднятых пространств пустынными растениями, но как результат преобразования пустынных формаций, сложившихся первоначально на более низких уровнях (Толмачев, 1948 и др.).

Межконтинентальные дизъюнкции (аркто-горно-альпийская, альпийская, трансатлантическая, лемурийская, берингская и др.) в ареалах современных видов грибов, относящихся к различным систематическим группам и зарегистрированных на территории Казахстана, подтверждают наше мнение о разновозрастности микофлоры республики. Мы предполагаем, что в прошлые геологические периоды эти виды или, вернее, их отдаленные предки имели сплошные ареалы, а современные разрывы являются результатом изменений естественно-исторических условий, наступивших в последующие геологические периоды. Упомянутые межконтинентальные дизъюнкции вполне объяснимы исходя из теории А. Вегенера, которая в настоящее время находит дальнейшее развитие в гипотезе Р. С. Дитца (Dietz, 1961).

ЛИТЕРАТУРА

А б о л и н Р. И. Десять лет в Средней Азии. «Изв. Инст. почв. и геобот. САГУ», 1925, вып. 1, Ташкент.

А б о л и н Р. И. Основы естественно-исторического районирования советской Средней Азии. Тр. САГУ, сер. XII-а, вып. 2, Ташкент, 1929.

А б о л и н Р. И. От пустынных степей Прибалхашья до снежных вершин Хантенгри. Тр. Инст. почв. и геобот. САГУ, вып. 5, Л., 1930.

А б о л и н Р. И., К о р о в и н Е. П., С о в е т к и н а М. М. Горные пастбища Киргизии и их реконструкция. Л., 1934.

А б у з я р о в а Р. Я. Третичные спорово-пыльцевые комплексы Тургая и Павлодарского Прииртышья. Автореферат канд. дисс. АН КазССР. Алма-Ата, 1954.

А б у з я р о в а Р. Я. Результаты спорово-пыльцевых исследований олигоценовых отложений Шинтузсая (Тургай). В кн.: «Материалы по истории фауны и флоры Казахстана». Т. II, Алма-Ата, 1955, стр. 126 — 137.

А л е х и н В. В. География растений. М., 1938.

А л е х и н В. В., К у д р я ш о в Л. В., Г о в о р у х и н В. С. География растений. М., 1957.

А н т и п о в а Н. Г. *Erysiphe communis* Gréville f. *airsii* Antipova. В кн.: «Флора споровых растений Казахстана». Т. III, Алма-Ата, 1961, стр. 231—233.

Б а л и ц к а я А. К. Биосинтез и выделение целикомицина (актиномицина К). В кн.: «Физиология и экология микроорганизмов». Алма-Ата, 1961, стр. 14—18.

Б а л и ц к а я А. К., В е т л у г и н а Л. А., С а р т б а е в а У. А. Актиномицет 1321 и образуемое им антибиотическое вещество. В кн.: «Физиология и экология микроорганизмов». Алма-Ата, 1961, стр. 3—13.

Б а р а н о в В. И. Этапы развития флоры и растительности СССР в третичном периоде. Ученые записки Казанского гос. университета, т. 108, кн. 3. Ботаника, вып. 7. Казань, 1948.

Б а р а н о в В. И. Этапы развития флоры и растительности СССР в третичном периоде. Т. III. Итоги изучения ископаемых третичных флор и проблема реликтов в современной растительности СССР. Ученые записки Казанского гос. университета, т. 114, кн. 4. Ботаника. Казань, 1954.

Б а р а н о в П. А. Очерк растительности Чимгана. «Изв. Турк. отд. РГО», 1924, т. XVII, Ташкент.

Б а р а н о в П. А. К познанию растительности горных каменистых осыпей. «Бюллетень САГУ», 1925, вып. 9, Ташкент.

Б е з с о н о в А. И. Почвы Семиречья. Джетысу (Семиречье). Ташкент, 1925.

Б е н е ш К. Палеомикология — новое направление микроскопических исследований углей. «Известия АН СССР», сер. геологическая, 1960, № 11, стр. 47—52.

Б е р г Л. С. Опыт разделения Сибири и Туркестана на ландшафтные и морфологические области. Сборник в честь 70-летия Д. Н. Анучина. М., 1913.

Б е р г Л. С. Основы климатологии. М., 1938.

Б е р г Л. С. Географические зоны Советского Союза. Т. I, 1947; Т. II, 1952.

Б л ю м е н т а л ь И. Х. Геоботанический очерк западной оконечности Заилийского Алатау и Чу-Илийских гор. Л., 1937.

Б о н д а р ц е в А. С. и К р а в ц е в Б. И. О трутовом грибе, растущем на злаках. Бот. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР, т. VIII, М.—Л., 1952, стр. 121—124.

Б о н д а р ц е в А. С. Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа. М.—Л., 1953.

Б о н д а р ц е в А. С. О новом трутовике из сем. *Scutigeraceae* в Киргизии. Бот. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР, т. XIII, М.—Л., 1960, стр. 220—221.

Б о р с у к М. И. К изучению Тургайской третичной флоры. Тр. ЦНИГРИ, вып. 37-а, Л., 1935, стр. 3—27.

Б о р с у к М. И. Стратиграфия угленосных толщ Карагандинского бассейна на основании изучения флоры. В кн.: «Совещание по унификации стратиграфических схем допалеозоя и палеозоя Восточного Казахстана». Алма-Ата, 1957, стр. 93—95.

Б р е ж н е в И. Е. Головневые грибы учлесхоза «Лес на Ворскле». Ученые записки ЛГУ, сер. биологических наук, вып. 40, № 191, Л., 1955, стр. 70—86.

Б р и к М. И. Ископаемая флора и стратиграфия нижнемезозойских отложений бассейна реки Илек в Западном Казахстане. Тр. ВСЕГЕИ, Л., 1952.

Б у ш Н. А. Систематика высших растений. М., 1959.

Б ы з о в а З. М. *Thecaphora Schwarzmaniana* Byzova. В кн.: «Флора споровых растений Казахстана». Т. II, Алма-Ата, 1960, стр. 221—222.

Б ы з о в а З. М. *Sphaerotheca macularis* Magnus f. *biebersteiniae* Byzova, *Sphaerotheca fuliginea* Pollacci f. *sonchi* Byzova, *Leveillula taurica* Arnaud f. *silene* Byzova, f. *leonuri* Byzova. В кн.: «Флора споровых растений Казахстана». Т. III, Алма-Ата, 1961, стр. 82—84, 103—105, 331 — 334, 380—382.

Б ы з о в а З. М. К микофлоре Чу-Илийских гор. В кн.: «Материалы к флоре и растительности Казахстана». Тр. Инст. ботаники АН КазССР, т. II, Алма-Ата, 1961, стр. 210—240.

Б ы к о в Б. А. Типы ельников Заилийского Алатау. «Природа», 1939, № 5.

Б ы к о в Б. А. Реликтовый ясеновый лес поймы р. Чарын. «Изв. КазФАН СССР», сер. ботан., 1944, вып. 1, Алма-Ата.

Б ы к о в Б. А. К истории еловых лесов Тянь-Шаня. «Вестник АН КазССР», 1947, № 5.

Б ы к о в Б. А. Еловые леса Тянь-Шаня, их история, особенности и типология. Алма-Ата, 1950.

Б ы к о в Б. А. О происхождении свободноплавающих высших растений. «Вестник АН КазССР», 1948, № 2, стр. 70—72.

Б ы к о в Б. А. О вертикальной поясности в связи с общим законом зональности. «Вестник АН КазССР», 1954, № 6, стр. 46—56.

Б ы к о в Б. А. О лесной флоре Тянь-Шаня. В сб.: «Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения». М.—Л., 1956, стр. 119—120.

Б ы к о в Б. А. Растительные группировки Бостандыкского района. В

кн.: «Природа и хозяйственные условия горной части Бостандыка». Алма-Ата, 1956, стр. 68—92.

Быков Б. А. Геоботаника. Алма-Ата, 1957.

Быков Б. А. и Степанова Е. Ф. Кустарниковые степи как тип растительности. «Известия Всесоюзного географического общества», 1953, т. 85, вып. 1, стр. 6—20.

Вавилов Н. И. Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков против паразитных грибов. Тр. Селекцион. станции при сельхозинституте, вып. 1, М., 1913.

Вавилов Н. И. Иммуитет растений к инфекционным заболеваниям. «Известия Петровской с.-х. академии», 1919, № 1.

Вавилов Н. И. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям. М.—Л., 1935.

Вавилов Н. И. Закономерности в распределении иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. В сб.: «Проблема иммунитета культурных растений». М.—Л., 1936, стр. 5—16.

Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений. Тр. по прикладной ботанике и селекции, т. 16, вып. 3, Л., 1936.

Варминг Е. Распределение растений в зависимости от внешних условий. 1902.

Васильев В. Н. Закономерности процесса смен растительности. В кн.: «Материалы по истории флоры и растительности СССР». М.—Л., 1946, стр. 365—406.

Васильев В. Н. Вид как явление географическое. «Бот. журнал», 1954, т. 39, № 3, стр. 380—393.

Васильев В. Н. О миграционных гипотезах и видообразовании. «Бот. журнал», 1961, т. 46, № 11, стр. 1584—1601.

Васильевский Н. И. и Каракулин В. П. Паразитные несовершенные грибы. Ч. I. Гифомицеты. М.—Л., 1937.

Васильевский Н. И. и Каракулин В. П. Паразитные несовершенные грибы. Ч. II. Меланкониальные. М.—Л., 1950.

Васильков Б. П. О сморчке степном — *Morchella steppicola* Zergova. Бот. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР, т. VIII, М.—Л., 1952, стр. 98—100.

Васильков Б. П. Степные трюфели в СССР. Бот. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР, т. VIII, М.—Л., 1952, стр. 100—104.

Васильков Б. П. О некоторых интересных и новых видах гастеромицетов в СССР. Тр. БИН АН СССР, сер. II, вып. 9, М.—Л., 1954, стр. 447—464.

Васильков Б. П. Очерк географического распространения шляпочных грибов в СССР. М.—Л., 1955.

Васильков Б. П. О виде у шляпочных грибов. В кн.: «Проблема вида в ботанике». I, М.—Л., 1958, стр. 205—212.

Васягина М. П. Паразитная микофлора мелкосопочника Центрального Казахстана. Автореферат канд. дисс. АН КазССР, Алма-Ата, 1956, стр. 1—20.

Васягина М. П. Новые виды гифомицетов Казахстана. «Известия АН КазССР», сер. биологическая, 1957, вып. 1, стр. 100—108.

Васягина М. П. Паразитная микофлора мелкосопочника Центрального Казахстана (в пределах восточной части Карагандинской области). Тр. Института ботаники АН КазССР, т. 6, Алма-Ата, 1959, стр. 161—194.

Васягина М. П. Новые виды казахстанской микофлоры. Бот. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР, т. XII, М.—Л., 1959, 159—161.

Васягина М. П. Мучнисто-росяные грибы Тарбагатая. Тр. Института ботаники АН КазССР, т. 9, Алма-Ата, 1961, стр. 180—196.

Васягина М. П., Кузнецова М. Н., Писарева Н. Ф., Швар-

цман С. Р. Мучнисто-росяные грибы. В кн.: «Флора споровых растений Казахстана». Т. III, Алма-Ата, 1961.

Вахрамеев В. А. Находка нижнемеловых покрытосеменных растений в Западном Казахстане. «Бюллетень Моск. об-ва испытателей природы», отд. биологический, 1946, № 3.

Вахрамеев В. А. Роль геологической обстановки в развитии и распространении покрытосеменных флор в меловое время. «Бюллетень Моск. об-ва испытателей природы», отд. геологический, 1947, № 6.

Вахрамеев В. А. Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений Западного Казахстана. В кн.: «Региональная стратиграфия СССР». М., 1952.

Вахрамеев В. А. Ботанико-географическая и климатическая зональность на территории Евразии в юрское и меловое время. Вопросы палеобиологии и биостратиграфии. Тр. 1 сессии Всесоюзного палеонтологического общества. М., 1957, стр. 64—76.

Вегенер А. Происхождение материков и океанов. М.—Л., 1925.

Ветлугина Л. А. Степень очистки и выход целлюлозы при глубинном биосинтезе. В кн.: «Физиология и экология микроорганизмов». Алма-Ата, 1961, стр. 26—29.

Вологдин А. Г. Свидетели миграций полюсов. «Природа», 1961, № 11, стр. 102—103.

Вульф Е. В. Ареал и возраст. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, т. 17, вып. 4, 1927, стр. 515—538.

Вульф Е. В. Опыт деления земного шара на растительные области на основе количественного распределения видов. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, сер. 1, вып. 2, 1934, стр. 3—66.

Вульф Е. В. Историческая география растений. М.—Л., 1936, 1944.

Гамаюнова А. П. и Голоскоков В. П. Материалы к флоре и растительности Чу-Илийских гор. «Известия АН КазССР», сер. ботаническая, 1949, № 4, Алма-Ата.

Гешеле Э. Э. К биологии *Ustilago Reiliana* Kühn. «Болезни раст.», 1927, № 2, стр. 150—154.

Геоботаническое районирование СССР. М.—Л., 1947.

Глазовская М. А. Почвы Казахстана. В кн.: «Очерки по физической географии Казахстана». Алма-Ата, 1952, стр. 344—384.

Глазовская М. А. К истории развития современных природных ландшафтов внутреннего Тянь-Шаня. Географические исследования в Тянь-Шане. М., 1953.

Головенко И. Н. Миксомицеты на тяньшанской ели. Ученые записки Казахского гос. университета, т. 29, сер. биологии и почвоведения. Алма-Ата, 1957, стр. 64—74.

Головенко И. Н. К флоре миксомицетов Казахстана. В сб.: «Материалы первого координационного совещания микологов республик Средней Азии и Казахстана». Фрунзе, 1960, стр. 122—139.

Головенко И. Н. и Лавров Н. Н. Материалы к флоре миксомицетов Казахского Алтая. Сб. рефератов научных работ. Биолого-почвенный факультет КазГУ, Алма-Ата, 1962, стр. 34—36.

Головин П. Н. Грибы песчаных пустынь Средней Азии. Тр. Узбекистанского филиала АН СССР, сер. XI, вып. 1, Ташкент, 1941.

Головин П. Н. Новые виды грибов Средней Азии. Новая серия, вып. XIV, кн. 6. Среднеаз. гос. университет, Ташкент, 1950.

Головин П. Н. Новые виды гифомицетов. Бот. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР, т. VIII, М.—Л., 1952, стр. 105—107.

Головин П. Н. Новые виды головневых грибов. Бот. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР, т. VIII, М.—Л., 1952, стр. 107—111.

Головин П. Н. Новые формы грибов рода *Erysiphe*. Бот. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР, т. IX, М.—Л., 1953, стр. 123—129.

Головин П. Н. Очерк грибной флоры Каракумов. Тр. БИН АН СССР, сер. II, вып. 10, М.—Л., 1956, стр. 179—194.

Головин П. Н. Понятие о виде в микологии. В кн.: «Проблема вида в ботанике», I. М.—Л., 1958, стр. 34—67.

Голоскоков В. П. Флора и растительность высокогорных поясов Заилийского Алатау. Алма-Ата, 1949.

Голоскоков В. П. Материалы к флоре хребта Турайгыр. Тр. Института ботаники АН КазССР, т. 3, 1956, стр. 26—58.

Горленко М. В. Болезни растений и внешняя среда. М., 1950.

Горленко М. В. Краткий курс иммунитета растений к инфекционным болезням. М., 1959.

Григорьев А. А. Вечная мерзлота и древнее оледенение. В сб.: «Вечная мерзлота». 1930.

Григорьев А. А. Природные условия Казахстана. М.—Л., 1944.

Григорьев А. А., Авсюк Г. А., Макеев П. С. и др. Рельеф и географическое строение. В кн.: «Казахстан». М.—Л., 1950, стр. 27—140.

Гроссгейм А. А. Анализ флоры Кавказа. Тр. Ботанического института, т. I, АН, Азербайджанский филиал, Баку, 1936.

Грудзинская И. А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация. «Бот. журнал», 1960, т. XLV, № 7, стр. 968—978.

Грудзинская И. А. Заметка об *Ulmus pumila* L. Бот. материалы гербария БИН АН СССР, т. XXI, М.—Л., 1961, стр. 114—124.

Гутнер Л. С. Головневые грибы. М.—Л., 1941.

Гутнер Л. С. и Сергеева К. С. *Ustilago kazachstanica* Gutner et Sergeeva. Бот. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР, т. V, вып. 4—6, М.—Л., 1941, стр. 75—77.

Дильс А. Ботаническая география. ПТГ, 1916. Перевод с немецкого.

Домашова А. А. Микофлора хребта Терской Ала-Тоо Киргизской ССР. Фрунзе, 1960.

Дохман Г. И. Растительность Мугоджар. М., 1954.

Дробов В. П. Материалы к познанию растительности песчаных пустынь Средней Азии. В сб.: «Очерки по фитосоциологии и фитогеографии». Л., 1929.

Дунин М. С. Иммуногенез и его практическое использование. Рига, 1946.

Жуковский П. М. Проблема иммунитета возделываемых растений к болезням. В кн.: «Проблемы ботаники». Т. II, М.—Л., 1955, стр. 206—222.

Заклинская Е. Д. Материалы к истории флоры и растительности палеогена Северного Казахстана в районе Павлодарского Прииртышья. Тр. Института геологических наук АН СССР, сер. геологическая, 1953, вып. 141, т. 58, М.

Запрометов Н. Г. Материалы по микофлоре Средней Азии, вып. 1, 1926; вып. II, 1928, Ташкент.

Запрометов Н. Г. Данные по развитию головки хлебных злаков в Туркестане в 1922—1924 годах. Туркестанская энтомологическая станция, фитопатологическое отделение. Ташкент, 1924, стр. 1—26.

Зингер Р. Об антидарвинистических тенденциях в современной систематике высших базидиальных грибов. «Сов. ботаника», 1939, № 6—7.

Зингер Р. О понятии вида у высших базидиальных грибов. «Сов. ботаника», 1940, № 5—6.

Игнатавичюте М. К. Материалы к флоре головневых грибов Литовской ССР. Автореферат дисс. на соискание ученой степени канд. биол. наук. Вильнюс, 1959, стр. 1—20.

Ильин Р. С. О современном смещении зон. «Землеведение», 1935. т. XXXVII, вып. 2.

Ильин М. М. К систематике рода *Suaeda* Forsk. и трибы *Suaedeae* Rchnb. «Сов. ботаника», 1936, № 5.

Ильин М. М. К происхождению флоры пустынь Средней Азии. «Сов. ботаника», 1937, вып. 6.

Ильин М. М. О некоторых взаимосвязях во флоре пустынь Средней Азии и Америки. «Сов. ботаника», 1945, вып. 6.

Ильин М. М. Некоторые итоги изучения флоры пустынь Средней Азии. В кн.: «Материалы по истории флоры и растительности СССР», т. II, М.—Л., 1946, стр. 197—256.

Ильин М. М. Флора пустынь и литоралей в их взаимосвязях. «Сов. ботаника», 1947, вып. 5.

Ильин М. М. Поликамбиальность и эволюция. В кн.: «Проблемы ботаники», I, М.—Л., 1950, стр. 232—249.

Ильин М. М. Природа пустынного растения (эремофита) в свете растениеводческого познания пустынь. В кн.: «Пустыни СССР и их освоение», М.—Л., 1950, стр. 56—76.

Ильин М. М. Флора пустынь Центральной Азии, ее происхождение и этапы развития. В кн.: «Материалы по истории флоры и растительности СССР», т. III, М.—Л., 1958, стр. 129—229.

Казахская ССР. Экономико-географическая характеристика. М., 1957.

Казенас Л. Д. Болезни плодовых и ягодных культур Алма-Атинской зоны плодоводства. Тр. Республиканской станции защиты растений, т. I, Алма-Ата, 1953, стр. 179—257.

Казенас Л. Д. Список болезней сельскохозяйственных растений Казахстана. Тр. Республиканской станции защиты растений, т. III, Алма-Ата, 1956, стр. 216—240.

Казенас Л. Д. Первое дополнение к списку болезней сельскохозяйственных растений Казахстана. Тр. научно-исследовательского института защиты растений, т. IV, Уральск, 1958, стр. 74—86.

Казенас Л. Д. Дополнительные сведения о ржавчинных грибах Казахстана. Тр. научно-исследовательского института защиты растений, т. IV, Уральск, 1958, стр. 87—95.

Казенас Л. Д. Новые виды ржавчинных грибов Казахстана. Бот. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР, т. XII, М.—Л., 1959, стр. 230—233.

Калымбетов Б. Микофлора юго-западной Туркмении. В кн.: «Споровые растения». Тр. БИН АН СССР, сер. II, вып. 11, М.—Л., 1956, стр. 175—312.

Калымбетов Б. К микофлоре Алма-Атинского ботанического сада. Тр. Алма-Атинского ботанического сада АН КазССР, т. III, Алма-Ата, 1956, стр. 95—101.

Калымбетов Б. Микофлора Алма-Атинского ботанического сада АН КазССР. Тр. Алма-Атинского ботанического сада АН КазССР, т. IV, Алма-Ата, 1959, стр. 124—141.

Калымбетов Б. Материалы к флоре сумчатых грибов Заилийского Алатау. Тр. Института ботаники АН КазССР, т. 7, Алма-Ата, 1959, стр. 269—367.

Калымбетов Б. Некоторые сведения о низших грибах Заилийского Алатау. Тр. Института ботаники АН КазССР, т. 9, 1960, стр. 109—123.

Калымбетов Б. Новые виды и особо интересные формы сумчатых грибов, найденные в Казахской ССР. Бот. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР, т. XIV, М.—Л., 1961, стр. 174—180.

Калымбетов Б. Новые пероноспоровые Заилийского Алатау. Тр. Института ботаники АН КазССР, т. 11, Алма-Ата, 1961, стр. 203—209.

Калымбетов Б. К. О флоре грибов Заилийского Алатау. «Вестник АН КазССР», 1962, № 3, стр. 46—53.

Капустинский А. Современное состояние вопроса о применении

паразитологического метода в систематических исследованиях и перспективы его развития. «Бот. журнал», 1939, т. 24, № 2, стр. 169—173.

К а р а к у л и н Б. П. Проблемы систематики несовершенных грибов. «Сов. ботаника», 1939, № 8, стр. 65.

К а р а к у л и н Б. П. О новых принципах в классификации сумчатых грибов. «Сов. ботаника», 1941, № 4, стр. 14.

К а т а е в И. А. Головневые грибы Туркменской ССР. «Изв. Туркменского филиала АН СССР», 1950, вып. 5, Ашхабад, стр. 90—93.

К е л л е р Б. А. По горам и долинам Алтая. Тр. почв.-ботан. экспедиции. Ч. II. Ботан. исслед. 1910 г., вып. 6, 1914.

Климат Казахстана. Казахский научно-исследовательский гидрометеорологический институт. Л., 1959.

К л е о п о в Ю. Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. В кн.: «Материалы по истории флоры и растительности СССР», т. I, М.—Л., 1941.

К о в а л ь Э. З. Новые для флоры СССР виды и формы грибов. «Украинский ботанический журнал», 1961, т. XVIII, № 3, стр. 87—91.

К о з о - П о л я н с к и й Б. М. Введение в филогенетическую систематику высших растений. Воронеж, 1922.

К о з о - П о л я н с к и й Б. М. Происхождение высших растений. М. — Вологда, I, II, 1927—1928.

К о з о - П о л я н с к и й Б. М. О новой системе растений. Доклады АН СССР, т. 56, 3, 1947.

К о з о - П о л я н с к и й Б. М. Значение различных методов в систематике растений, преимущественно *Anthophyta*. В кн.: «Проблемы ботаники», I, М.—Л., 1950, стр. 28—69.

К о л о с к о в П. И. Агроклиматическое районирование Казахстана. Тр. экспедиции по изучению земельных фондов Казахской ССР. М.—Л., 1947.

К о м а р о в В. Л. Паразитные грибы горного Зеравшана. «Ботанические записки», 1895, IV, вып. 2.

К о м а р о в В. Л. Введение к флоре Китая и Монголии. Тр. СПб. бот. сада, СПб., I, 1908, II, 1909.

К о м а р о в В. Л. Меридиональная зональность организмов. Дневник I Всесоюзного съезда русск. ботаников. ПТГ, 1921.

К о м а р о в В. Л. Учение о виде у растений. М.—Л., 1944.

К о м а р о в В. Л. Происхождение растений. М., 1961.

К о м и р н а я О. Н. Головневые грибы Юго-Востока. Ученые записки Саратовского гос. университета, т. 64, вып. биолого-почвенный, Саратов, 1959, стр. 105—107.

К о р д э К. Б. Остатки водорослей кембрия Казахстана. Доклады АН СССР, т. 73, № 4, М., 1950, стр. 809—812.

К о р д э Н. В. История озер заповедника «Боровое» в Северном Казахстане. Доклады АН СССР, т. 73, № 4, М., 1950.

К о р н и л о в а В. С. Итоги изучения олигоценовой флоры Тургая. Тр. Института ботаники АН КазССР, т. III, Алма-Ата, 1956, стр. 59—101.

К о р н и л о в а В. С. Нижнепалеогеновая флора Жамантуза. В кн.: «Материалы по истории фауны и флоры Казахстана». Т. II, Алма-Ата, 1958, стр. 84—109.

К о р н и л о в а В. С. О полтавской флоре Казахстана. Доклады АН СССР, т. 104, № 1, 1955.

К о р н и л о в а В. С. Нижнемиоценовая флора Кушука. Алма-Ата, 1960.

К о р н и л о в а В. С. Обзор палеоботанических исследований в Казахстане. В кн.: «Ботаника в Казахстане», Алма-Ата, 1959.

К о р н и л о в а В. С. и Ш в а р ц м а н С. Р. Находка гриба *Physoderma* в ископаемом состоянии. «Вестник АН КазССР», 1961, № 8, Алма-Ата, стр. 106—108.

К о р о в и н Е. П. Заметка о растительности Центральных Каракумов. «Изв. Инст. почвов. и геобот. САГУ», 1927, вып. 3, Ташкент.

К о р о в и н Е. П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. М. — Ташкент, 1934; Ташкент, 1961.

К о р о в и н Е. П. Бетпак-Дала как особый тип пустыни. Тр. Ср.-Аз. гос. университета, сер. 8-б. Ботаника, вып. 27, Ташкент, 1935.

К о р о в и н Е. П. Очерки по истории развития растительности Средней Азии. «Бюллетень Ср.-Аз. гос. университета», 1935, вып. 20, Ташкент.

К о р о в и н Е. П. Исторический очерк развития растительности Средней Азии. Общие закономерности распределения растительности. В кн.: «Средняя Азия». М., 1958, стр. 277—294; 294—351.

К о р о в и н Е. П. и К а ш к а р о в Д. Н. Типы пустынь Туркестана. Тр. БИН АН СССР, сер. 3. Геоботаника, М.—Л., 1934.

К о р о т к и й М. Ф. К вопросу о распределении растительности лугов и лесов в зависимости от почвы. Псков, 1912.

К о ш к е л о в а Е. Н. Материалы к микофлоре Туркмении. Ашхабад, 1959.

К о ш к е л о в а Е. Н. Состояние и перспективы микологических исследований в Туркмении. Материалы первого координационного совещания микологов республик Средней Азии и Казахстана. Фрунзе, 1960, стр. 49—55.

К р а в ц е в Б. И. Грибные болезни сибирской пихты. Омск, 1933.

К р а в ц е в Б. И. Грибные болезни тяньшанской ели. Тр. Алма-Атинского заповедника, вып. VII, Алма-Ата, 1948, стр. 122—134.

К р а в ц е в Б. И. Грибные болезни дикой яблони. Тр. Алма-Атинского заповедника, вып. VII, Алма-Ата, 1948, стр. 135—144.

К р а в ц е в Б. И. Грибные болезни тополей в Казахстане. «Известия АН КазССР», сер. биологическая, 1950, вып. 5, стр. 106—180.

К р а в ц е в Б. И. Грибные болезни саксаула. Тр. Института ботаники АН КазССР, т. II, Алма-Ата, 1955, стр. 117—187.

К р а с и л ь н и к о в Н. А. Понятие о виде у бактерий. «Микробиология», 1947, т. XVI, № 5, стр. 381.

К р а с и л ь н и к о в Н. А. Определитель бактерий и актиномицетов. М.—Л., 1949.

К р а с н о в А. Н. Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня. «Зап. Русск. геогр. общ.», 1888, т. XIX.

К р а ш е н и н н и к о в И. М. Растительный покров Киргизской республики. Тр. об-ва изучения Киргизского края, т. V, вып. 2 (VI), Оренбург, 1924.

К р а ш е н и н н и к о в И. М. Древнеангарские и древнеберингийские элементы рода *Artemisia* в Советской Арктике. «Сов. ботаника», 1943, № 5.

К р а ш е н и н н и к о в И. М. Опыт филогенетического анализа некоторых евразийских групп рода *Artemisia* в связи с особенностями палеогеографии Евразии. В кн.: «Материалы по истории флоры и растительности СССР», II, М.—Л., 1946, стр. 87—196.

К р а ш е н и н н и к о в И. М. Роль и значение ангарского флористического центра в филогенетическом развитии основных евразийских групп полыней подрода *Euartemisia*. В кн.: «Материалы по истории флоры и растительности СССР», III, М.—Л., 1958, стр. 62—128.

К р е ч е т о в и ч Л. М. Вопросы эволюции растительного мира. М., 1952.

✓ К р и ш т о ф о в и ч А. Н. Новые данные к вопросу о третичной флоре Арало-Каспийского края и ее отношение к ископаемой флоре Северной Азии. В сб.: «Отчет о работе почвенно-ботанического отряда казахской экспедиции АН СССР», вып. IV, ч. 2. «Материалы комиссии экспедиционных исследований», сер. казахстанская, вып. 27, АН СССР, Л., 1930, стр. 233—264.

К р и ш т о ф о в и ч А. Н. Основные черты развития третичной флоры

Азии. «Известия Главного ботанического сада», 1930, т. 29, № 3—4.

Криштофович А. Н. Каталог ископаемой флоры СССР. В кн.: «Палеонтология СССР». Приложение к т. XII. М.—Л., 1941.

Криштофович А. Н. Флористические зоны карбона и перми северного полушария. В кн.: «Материалы по геологии пермской системы Европейской части СССР». М.—Л., 1941.

Криштофович А. Н. Характеристика третичных флор Казахстана. В кн.: «Геология СССР», т. XX. Восточный Казахстан, ч. I. Геологическое описание. М.—Л., 1941.

Криштофович А. Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. В кн.: «Материалы по истории флоры и растительности СССР», т. II, М.—Л., 1946.

Криштофович А. Н. Происхождение ксерофитных растительных формаций в свете палеоботаники. В кн.: «Пустыни СССР и их освоение», II, М.—Л., 1954, стр. 583—596.

Криштофович А. Н. Развитие ботанико-географических областей северного полушария с начала третичного периода. В сб.: «Вопросы геологии Азии», т. II, М., 1955.

Криштофович А. Н. Курс палеоботаники. М.—Л., 1957.

Крылов П. Н. Флора Алтая и Томской губернии. Т. 1—7, Томск, 1901—1914.

Кубанская З. В. Растительность и кормовые ресурсы пустыни Бетпак-Далы. Алма-Ата, 1956.

Кубанская З. В. Формация спиреантуса (*Spiraeanthus Schrenkianus* (Fisch. et Mey.) Max.) в пустыне Бетпак-Дала. «Бот. журнал», 1956, № 11, стр. 1579—1590.

Кудрявцев В. И. О принципах классификации микроорганизмов. «Микробиология», 1942, т. XI, вып. 1—2, стр. 15.

Кудрявцев В. И. К проблеме вида у микроорганизмов. Тр. Института микробиологии АН СССР, т. I, М., 1951.

Кудрявцев В. И. Систематика дрожжей. М., 1954.

Кузнецов Н. И. Введение в систематику цветковых растений. Л., 1936.

Кузнецова М. Н. *Uncinula ulmi* Kuznetzova. В статье Б. И. Кравцева «Грибные болезни тополей в Казахстане». «Известия АН КазССР», сер. ботаническая, 1950, вып. 5, Алма-Ата, стр. 120—121.

Кузнецова М. Н. *Tilletia transiliensis* Kuznetzova et Schwarzman, *Entyloma parietariae* Kuznetzova et Schwarzman, *E. geranii* Kuznetzova et Schwarzman, *E. acanthocephali* Kuznetzova. В кн.: «Флора споровых растений Казахстана», т. II, Алма-Ата, 1960, стр. 240—242, 268—269, 276—280, 290—291.

Кузнецова М. Н. и др. Флора споровых растений Казахстана, т. III, Алма-Ата, 1961.

Культиасов М. В. Вертикальные растительные зоны в Западном Тянь-Шане. «Бюллетень САГУ», 1927, №№ 14 и 15, Ташкент.

Культиасов М. В. Тау-сагыз и экологические основы введения его в культуру. Изд. АН СССР, Л., 1938.

Культиасов М. В. Этюды по формированию растительного покрова жарких пустынь и степей Средней Азии. В кн.: «Материалы по истории флоры и растительности СССР», II, М.—Л., 1946, стр. 257—282.

Куминова А. В. Степи Забайкалья и их место в ботанико-географическом районировании Даурии. Тр. Биолог. инст. Томск. гос. университета, V, 1938.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960.

Купревич В. Ф. Физиология больного растения. М.—Л., 1947.

Купревич В. Ф. Вид как этап эволюции у гетеротрофных и авто-

трофных растений. В кн.: «Проблемы ботаники», I, М. —Л., 1950, стр. 149—162.

Купревич В. Ф. и Траншель В. Г. Ржавчинные грибы. Сем. Мелампсоровые. Вып. 1. В кн.: «Флора споровых растений СССР», т. IV, М. —Л., 1957.

Курсанов Л. И. Микология. М., 1940.

Курсанов Л. И. Понятие о виде у низших растений. «Микробиология», 1945, т. XIV, вып. 4, стр. 210.

Кутузкина Е. Ф. Материалы по верхнетретичной флоре Киргизии. В сб.: «Памяти А. Н. Криштофовича». М. —Л., 1957, стр. 259—276.

Кэмпбелл Д. Х. Ботанические ландшафты земного шара. М., 1948.

Лавренко Е. М. Про деякі взаємовідношення між арктичною та степовою флорою протягом четвертинного періоду. «Четвертинний період». Изд. Всеук. Акад. наук, вып. 6, Киев, 1933.

Лавренко Е. М. История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. В сб.: «Растительность СССР», т. I, М. —Л., 1938.

Лавренко Е. М. История генезиса флоры и растительности СССР в связи с проблемой реликтов. Проблема реликтов во флоре СССР. (Тезисы докладов). АН СССР, М. —Л., вып. 1, 1938.

Лавренко Е. М. Степи СССР. В сб.: «Растительность СССР», т. II, АН СССР, 1940.

Лавров Н. Н. Определитель растительных паразитов культурных и дикорастущих полезных растений Сибири, вып. 1, Томск, 1932.

Лавров Н. Н. Новые или редкие грибы Северной Азии. Тр. Томского гос. университета, т. 86, Томск, 1934, стр. 83—87.

Лавров Н. Н. Новые и более редкие головневые грибы Северной и Центральной Азии. Тр. Биолог. инст. Томского гос. университета, т. II, Томск, 1936, стр. 1—35.

Лавров Н. Н. Флора грибов и слизевиков Сибири и смежных областей Европы, Азии и Америки. Вып. 1. Тр. Биолог. инст. Томского гос. университета, т. III, № 1, 1937, стр. 12—59; вып. 2, там же, т. III, № 2, 1938, стр. 1—132; вып. 3. Тр. Томского гос. университета, т. 104, 1948, стр. 1—171; вып. 4, там же, т. 110, 1951, стр. 1—311; вып. 5, там же, т. 113, Томск, 1951, стр. 1—104.

Лавров Н. Н. Редкие головневые грибы сем. *Tilletiaceae* Евразии. Тр. Биолог. инст. Томского гос. университета, т. 6, Томск, 1938, стр. 43—85.

Лавров Н. Н. Болезни яблонь в Сибири. «Бюлл. Сибирского ботанического сада», 1950, № 92, Томск, стр. 3—57.

Лашевская В. И. *Russinia drabae* на *Schievereskia podolica*. Тр. научно-исследовательского инст. Воронежского университета, 1, 1927.

Лашевская В. И. Микрофлора на характерных растениях древней лесостепи ЦЧО. Тр. научно-исследовательского инст. Воронежского университета, 4, 1930.

Лебедева Л. А. Грибы арктического побережья Сибири. Л., 1928.

Лебедева Л. А. Грибы и миксомицеты Карелии. Вып. 1, 2, 3, БИН АН СССР, Л., 1934.

Лебедева Л. А. Грибы и миксомицеты Белоруссии. Вып. 1, 2, 3. БИН АН СССР, Л., 1925, 1934.

Лебедева Л. А. Гимено- и гастромицеты, собранные на Памире. «Известия Таджикского филиала АН СССР», 1944, № 7.

Лебедева Л. А. Определитель шляпочных грибов. М. —Л., 1949.

Леонова Н. М. Грибы-разрушители шахтных креплений и меры борьбы с ними. Автореферат канд. дисс. АН КазССР. Алма-Ата, 1950, стр. 1—7.

Леонова Н. М. Грибы-разрушители деревянной крепи в подземных выработках и меры борьбы с ними. Алма-Ата, 1954, стр. 1—56.

Липский В. И. По горным областям русского Туркестана (Тянь-

Шань). «Известия Русск. Географ. об-ва», 1906, т. XLII.

Л и т в и н о в М. А. О критериях вида у *Chytridiales*. В кн.: «Проблема вида в ботанике». М.—Л., 1958, стр. 68—84.

Л и т в и н о в М. А. К изучению почвенных микромицетов Центрального Казахстана. Бот. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР, т. XIV, М.—Л., 1961, стр. 232—241.

Л о п у х и н а Г. П. Болезни трав на пастбищах Центрального Казахстана. Тр. научно-исследовательского института защиты растений, т. IV, Уральск, 1958, стр. 60—73.

Л ю б е р А. А. Атлас спор и пыльцы палеозойских отложений Казахстана. Алма-Ата, 1955.

Л ю б е р А. А. Угледетрографические исследования в Карагандинском угольном бассейне. В сб.: «Основные итоги геологического изучения Карагандинского бассейна», Алма-Ата, 1956, стр. 75—82.

Л ю б е р А. А. Параллелизация спорово-пыльцевых комплексов угленосных палеозойских отложений Казахстана с комплексами спор и пыльцы Кузбасса и Донбасса. В кн.: «Совещание по унификации стратиграфических схем допалеозоя и палеозоя Восточного Казахстана». Алма-Ата, 1957, стр. 100—101.

М а з у н и н а В. И. Использование актиномицетов-антагонистов в борьбе со слизистым бактериозом капусты. Тр. Института микробиологии и вирусологии АН КазССР, т. I, Алма-Ата, 1956, стр. 79—86.

М а з у н и н а В. И. Действие продуктов жизнедеятельности актиномицетов-антагонистов на возбудителя слизистого бактериоза капусты. Тр. Института микробиологии и вирусологии АН КазССР, т. II, Алма-Ата, 1958, стр. 80—87.

М а р к о в а М. Ф. К вопросу о биологических расах *Urocystis anemones* Wint. на *Ranunculaceae*. «Болезни растений», 1927, т. XVI, стр. 135—140.

М а с л о в В. П. Ископаемые известковые водоросли СССР. Тр. Института геологических наук АН СССР, вып. 160, М., 1956.

М а с л о в В. П. и Щ у к и н а Е. Н. Строматолитовые известняки с Алтая четвертичного возраста. Доклады АН СССР, т. 73, № 4, М., 1950, стр. 793—795.

М а т в е е в а В. К. Мучнистая роса дуба и меры борьбы с ней в горах и предгорьях Заилийского Алатау Алма-Атинской области. Автореферат канд. дисс. Каз. гос. сельскохозяйственный институт. Алма-Ата, 1953.

М а т в е е в а В. К. Материалы к познанию мучнисто-росяных грибов. Тр. Каз. гос. сельскохозяйственного института, т. 5, вып. 1, Алма-Ата, 1955, стр. 305—308.

М а т в е е в а В. К. Болезни березы Алма-Атинской области. Тр. науч.-иссл. института защиты растений, т. IV, Уральск, 1958, стр. 96—103.

М е й е р К. И. Происхождение наземной растительности. М., 1946.

М е й е р К. И. К вопросу о происхождении наземной растительности. Тр. бот. сада МГУ, т. 6, 1948.

М е й е р К. И. Систематика архегониальных растений. М., 1947.

М е й е р К. И. Морфология высших растений. М., 1958.

М е х т и е в а Н. А. Микофлора Кубо-Хачмасского массива Азербайджана. Диссертация. Л., 1955.

М и н к в и ц З. А. Растительность Ташкентского уезда. Предв. отчет о ботан. исслед. в Сибири и Туркестане в 1914 г., 1916.

М у р а х о в с к а я Е. И. О возрасте и стратиграфическом расчленении угленосной толщи Майкюбенского бассейна. «Известия АН КазССР», сер. геологическая, 1956, вып. 24, стр. 59—73.

М у р а ш к и н с к и й К. Е. *Physalosporina halimodendri* Mour. — возбудитель болезни чингила. Научный сборник Сибирск. л.-х. пром., Омск, 1921.

М у р а ш к и н с к и й К. Е. Новые виды алтайской микофлоры. Тр. Сибирской с.-х. академии, т. III, 1925, стр. 1—3; 33—36, Омск, 1926.

М у р а ш к и н с к и й К. Е. Новые виды западно-азиатской микофлоры. Материалы по микологии и фитопатологии, т. 2, М.—Л., 1926, стр. 3—6.

М у р а ш к и н с к и й К. Е. и З и л и н г М. К. Новые виды азиатской микофлоры. Тр. Сибирской Академии с.-х. и лесоводства, вып. 4, 1928, стр. 229—235; вып. 5, Омск, 1927, стр. 25—27.

М у р а ш к и н с к и й К. Е. и З и л и н г М. К. Материалы по микофлоре Алтая и Саян. Тр. Сибирской Академии с.-х. и лесоводства, т. X, вып. 4, Омск, 1928, стр. 1—31.

М у р а ш к и н с к и й К. Е. *Tilletia controversa* в предгорьях Алтая. В кн.: «Проблема пшенично-пырейных гибридов», 1937, стр. 207—210.

М у р а ш к и н с к и й К. Е. Горно-таежные трутовики Сибири. Тр. Омского с.-х. института, т. XVII, Омск, 1939, стр. 74—108.

М у р а ш к и н с к и й К. Е. Трутовики Сибири. II. О некоторых видах на лиственных породах. Омск, 1940, стр. 1—27.

М у р а ш к и н с к и й К. Е. Микофлора семян из археологических образцов. «Природа», 1940, № 4, стр. 81—83.

М у ш к е т о в И. В. Туркестан. 1886.

М у ш к е т о в Д. И. О связи Тянь-Шаня с Памироалаем. Матер. по общ. и прикл. геол., вып. X, ПТГ., 1919.

Н а в а ш и н С. Г. О новой головне (*Tilletia? sphagni*), паразитирующей в коробочках торфяных мхов. Тр. СПб об-ва естеств., т. XXIII, 1893, стр. 56—64.

Н а г о р н ы й П. И. Материалы для головневых Кавказа. «Вестник Тифл. бот. сада», 1920, вып. 51, стр. 18—27.

Н а з а р е в с к и й О. Р. и Р ы б и н Н. Г. Географическое положение и территория Казахстана. В кн.: «Очерки по физической географии Казахстана», Алма-Ата, 1952, стр. 5—15.

Н а у м о в Н. А. О некоторых актуальных вопросах микологии. В кн.: «Проблемы ботаники», М.—Л., 1950, стр. 209—221.

Н а у м о в Н. А. О типах паразитизма у грибов. Ученые записки ЛГУ, № 191, сер. биологических наук, вып. 40, Л., 1955, стр. 3—13.

Н е в о д о в с к и й Г. С. Новые или малоизвестные виды казахстанской микофлоры. Бот. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР, т. VI, вып. 7—12, М.—Л., 1950, стр. 172—185.

Н е в о д о в с к и й Г. С. Ржавчинные грибы. В кн.: «Флора споровых растений Казахстана». Т. I, Алма-Ата, 1956.

Н е в о д о в с к и й Г. С. Несколько новых видов *Mycosphaerella*. Бот. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР, т. XIV, 1961, М.—Л., стр. 169—174.

Н е в с к и й С. А. Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. 1, вып. 4, М.—Л., 1937.

Н е й б у р г М. Ф. О девонской флоре северо-восточного Прибалхашья. Доклады АН СССР, т. XXIII, № 7, М., 1939.

Н е й б у р г М. Ф. К стратиграфии палеозойских отложений Северо-Восточного Казахстана. «Известия АН СССР», сер. геологическая, 1951, вып. 5.

Н е й ш т а д т М. И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., 1957.

Н и ц е н к о А. А. К вопросу о генезисе типов растительного покрова. «Бот. журнал», 1961, т. 46, № 10, стр. 1444—1464.

Н о в о г р у д с к и й Д. М. и Т е п л я к о в а З. Ф. К биологии сапрофитной, целлюлозоразрушающей почвенной микохитридии *Rhizophlyctis rosea*. «Бюллетень Московского об-ва испытателей природы». Отд. биологии, т. LIV (2), М., 1949.

О в ч и н н и к о в П. Н. К истории растительности юга Средней Азии. «Сов. ботаника», 1940, № 3.

О в ч и н н и к о в П. Н. Основные направления видообразования в свя-

зи с происхождением типов растительности Средней Азии. «Сб. материалов юбил. сессии АН Тадж. ССР, посвященной 25-летию республики», 1946.

О п а р и н А. И. Возникновение жизни на земле. М., 1957.

О р л о в с к а я Э. Р. Материалы по юрской флоре Майкюбенского угольного бассейна. В кн.: «Материалы по истории фауны и флоры Казахстана», т. II, Алма-Ата, 1958, стр. 117—142.

О р л о в с к а я Э. Р. К флоре папоротников из мезозойских отложений Восточного Казахстана. В кн.: «Материалы по истории фауны и флоры Казахстана», т. III, Алма-Ата, 1961, стр. 128—155.

О р ы н б а е в С. Актиномицеты — антагонисты возбудителя кольцевой гнили картофеля. Тр. Института микробиологии и вирусологии АН КазССР, т. II, Алма-Ата, 1958, стр. 51—60.

П а в л о в Н. В. Островные леса Тургайской области и некоторые вопросы их биологии. «Известия Главного бот. сада», 1925, т. XXIV.

П а в л о в Н. В. Комплексные степи и пустыни Карсакпая. Изд. Каз. почв. института, М., 1931.

П а в л о в Н. В. К истории исследования и географии сыр-дарьинского Каратау. «Сов. каучук», 1932, № 10, М., стр. 10—19.

П а в л о в Н. В. и Л и п ш и ц С. Ю. Эскиз флористических элементов сыр-дарьинского Каратау. «Сов. ботаника», 1934, № 1.

П а в л о в Н. В. Каучуконосные растения Западного Тянь-Шаня. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекц., вып. 2, Л., 1937, стр. 255—302.

П а в л о в Н. В. Растительное сырье Казахстана. М.—Л., 1947.

П а в л о в Н. В. Растительные ресурсы Южного Казахстана. М., 1947.

П а в л о в Н. В. Ботаническая география СССР. Алма-Ата, 1948.

П а в л о в Н. В. Основные закономерности в растительном покрове Казахстана. Тр. третьей сессии АН КазССР, Алма-Ата, 1949, стр. 242—264.

П а в л о в Н. В. Гл. I—IV, XII в кн.: «Природа и хозяйственные условия горной части Бостандыка». Алма-Ата, 1956.

П а в л о в Н. В. Эндемичные и реликтовые растения Казахстана. В кн.: «Ботаника в Казахстане». Сб. статей, посвященный IX международному ботаническому конгрессу в Канаде. Алма-Ата, 1959, стр. 19—28.

П а в л о в Н. В. Основные закономерности во флоре и растительности Казахстана. Тр. Ташкентского гос. университета. Ботаника. Ташкент, 1961, стр. 28—41.

П а в л о в В. Н. Некоторые данные о флоре и растительности больших высот Западного Тянь-Шаня. Научные доклады Высшей школы. Биологические науки, 2, 1959, стр. 138—145.

П а н ф и л о в а Т. С. Болезни грецкого ореха. Сб.: «Грецкий орех Южной Киргизии», 1940.

П а н ф и л о в а Т. С. и И в а н о в Е. Н. Болезни и вредители коры и древесины плодовых деревьев УзССР. 1940.

П а н ф и л о в а Т. С. Состояние и перспективы микологической работы в Узбекистане. В сб.: «Материалы первого координационного совещания микологов республик Средней Азии и Казахстана». Фрунзе, 1960, стр. 41—48.

П а ч о с к и й И. К. Основные черты развития флоры юго-западной России. «Зап. Новоросс. общ. естествоисп.», 34 (приложение), 1910.

П и с а р е в а Н. Ф. К микофлоре Актюбинской области. «Материалы по спорным растениям Казахстана». Тр. Института бот. АН КазССР, т. 9, Алма-Ата, 1961, стр. 197—220.

П о к р о в с к а я И. М. Основные этапы в развитии растительности на территории СССР в третичное время. «Бот. журнал», 1954, т. 39, № 2, стр. 241—255.

П о п о в М. Г. Основные черты развития флоры Средней Азии. Бюлл. САГУ, № 15, Ташкент, 1927.

П о п о в М. Г. Растительно-высотные пояса в горах Средней Азии. «Дневник Ленинградского съезда ботаников», 1928.

П о п о в М. Г. Ботаническая характеристика обитания диких пло-

вых в окрестностях г. Алма-Ата. Бюллетень Каз. фил. АН СССР, вып. 1, Алма-Ата, 1934.

П о п о в М. Г. Основные периоды формирования и иммиграций во флоре Средней Азии в веке антофитов и реликтовые типы этой флоры. «Проблема реликтов во флоре СССР (тезисы)», вып. 1, Л., 1938.

П о п о в М. Г. Флора Алма-Атинского государственного заповедника. Тр. Алма-Атинского гос. заповедника, вып. III, Алма-Ата, 1940.

П о п о в М. Г. Растительный покров Казахстана. Тр. Каз. фил. АН СССР, М.—Л., 1940.

П о п о в М. Г. Географо-генетические элементы флоры Алма-Атинского заповедника. В сб.: «Растительность Казахстана». Тр. Каз. фил. АН СССР, вып. 20, М.—Л., 1941.

П о п о в М. Г. Высотные пояса Заилийского Алатау. В сб.: «Растительность Казахстана». Тр. Каз. фил. АН СССР, вып. 20, М.—Л., 1941.

П о п о в М. Г. Очерк растительности и флоры Карпат. М., 1949.

П о п о в М. Г. О применении ботанико-географического метода в систематике растений. В кн.: «Проблемы ботаники», 1, М.—Л., 1950, стр. 70—108.

П о п о в М. Г. Система покрытосеменных растений в связи с проблемой их эволюции. «Бот. журнал», 1954, т. 39, № 6, стр. 867—881.

П о п о в П. А. Остатки третичных грибов *Microthyriaceae* Sacc. в приенисейской части Зап.-Сиб. низменности. ДАН СССР, т. 131, № 5, 1960, стр. 1152—1156.

П о с п е л о в А. Г., З а п р о м е т о в Н. Г., Д о м а ш о в а А. А. Грибная флора Киргизской ССР. Вып. 1, Фрунзе, 1957.

П о с п е л о в А. Г. Состояние и перспективы развития микологических исследований в Киргизии. «Материалы первого координационного совещания микологов республик Средней Азии и Казахстана». Фрунзе, 1960, стр. 8—18.

П р а с о л о в Л. И. К изучению вертикальных почвенных зон в Тянь-Шане. «Почвоведение», 1909, № 1.

Р а д ч е н к о М. И. Нижнекаменноугольная флора Карагандинской свиты Карагандинского бассейна. Алма-Ата, 1954.

Р а д ч е н к о М. И. Растительные остатки карбона Рудного Алтая. В кн.: «Палеонтологическое обоснование стратиграфии Рудного Алтая», вып. 8, М., 1958.

Р а д ч е н к о П. Г. К вопросу о первом проявлении ботанической и климатической зональности в северной Евразии. В кн.: «Вопросы палеобиогеографии и биостратиграфии». Тр. I сессии Всесоюз. палеонтологического общества. М., 1957, стр. 42—63.

Р ж а н и к о в а Л. Н. Петрография углей и спорово-пыльцевой состав третичной континентальной толщи Жиланчикского бассейна. Тр. Института геологических наук АН КазССР, вып. 1, сер. геологическая, № 1, Алма-Ата, 1956.

Р ж а н и к о в а Л. Н. О возрасте Кайрактинской свиты в Тенизской впадине по спорово-пыльцевым данным. В кн.: «Совещание по унификации стратиграфических схем допалеозоя и палеозоя Восточного Казахстана». Алма-Ата, 1957, стр. 151—153.

Р о м а н к о в а А. Г. Биологические основы в изучении филогении грибов. «Вестник Ленингр. унив.», 1956, 3, сер. биол., 1.

Р о м а н о в а Э. В. К юрской флоре Алакульской впадины. В кн.: «Материалы по истории фауны и флоры Казахстана», т. II, Алма-Ата, 1958, стр. 143—148.

Р о м а н о в а Э. В. Неогеновые хары из Восточного Казахстана. В кн.: «Материалы по истории фауны и флоры Казахстана», т. III, Алма-Ата, 1961, стр. 99—103.

Р о м а н о в а Э. В. Материалы к познанию юрской флоры Боролдай-

ского угольного месторождения. В кн.: «Материалы по истории фауны и флоры Казахстана», т. III, Алма-Ата, 1961, стр. 104—120.

Рубин Б. А. и Арциховская Е. В. Биохимия и физиология иммунитета растений, М., 1960.

Рубцов Н. И. Геоботанические исследования в бассейне р. М. Алматинки. В сб.: «Растительность Казахстана», т. II, вып. 20, Каз. филиал АН СССР, М.—Л., 1941.

Рубцов Н. И. Растительный покров Джунгарского Алатау. Алма-Ата, 1948.

Рубцов Н. И. О геоботаническом районировании Тянь-Шаня. Бюллетень Моск. об-ва испытателей природы. Новая серия. Отд. биологический, т. IV, вып. 4, 1950, стр. 86—94.

Рубцов Н. И. Пустыни Северного Тянь-Шаня. «Известия АН КазССР», сер. ботанич., 1950, № 98, вып. 5, Алма-Ата, стр. 31—46.

Рубцов Н. И. Растительный покров Казахстана. В кн.: «Очерки по физической географии Казахстана», Алма-Ата, 1952, стр. 385—451.

Рубцов Н. И. Флора Северного Тянь-Шаня и ее географические связи. Тр. Института ботаники АН КазССР, т. III, Алма-Ата, 1956, стр. 3—25.

Рухин Л. Б. Климаты прошлого. «Известия ВГО», 1955, № 2, т. 87, вып. 2, стр. 105—119.

Сапожников В. В. Очерки Семиречья. II. Джунгарский Алатау и одна экскурсия в Зайлийском Алатау. «Изв. Томск. универс.», 1907, кн. XXVIII, Томск.

Сапожников В. В. и Шишкин Б. К. Растительность Зайсанского уезда. Исследования 1914 г., Томск, 1918.

Сартбаев У. А. Распространение актиномицетов-антагонистов в почвах Алма-Атинской области. В кн.: «Физиология и экология микроорганизмов». Тр. Института микробиологии и вирусологии АН КазССР, т. IV, Алма-Ата, 1961, стр. 30—34.

Северцев Н. А. Путешествия по Туркестанскому краю и исследование горной страны Тянь-Шаня, совершенные по поручению РГО. 1873.

Семенов П. П. Первая поездка в Тянь-Шань или Небесный хребет до верховья р. Яксарта или Сыр-Дарьи. «Вестн. Русск. Географ. об-ва», 1858, ч. XXIII, отд. II.

Семенов П. П. Поездка из укрепления Верного через горный перевал у Суок-тюбе и ущелье Буам к западной оконечности озера Иссык-Куль в 1856 году. «Зап. Русск. Географ. об-ва», 1867, т. I, СПб.

Сенкевич М. А. Новые данные о флоре среднего девона Северного Казахстана. Доклады АН СССР, т. 106, № 2, 1956.

Сенкевич М. А. Флора девона Центрального Казахстана. «Известия АН КазССР», сер. геологическая, 1957, вып. 3 (28), стр. 3—18.

Сенкевич М. А. О девонских растениях Казахстана. В сб.: «Памяти А. Н. Криштофовича». М.—Л., 1957, стр. 23—33.

Сенкевич М. А. Новые находки девонских растений в Казахстане. В кн.: «Материалы по истории фауны и флоры Казахстана», т. III, 1961, стр. 163—168.

Сергеева К. С. По поводу гриба *Chaetomium melanocarpum* Bainier. Бот. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР, т. X, М.—Л., 1955, стр. 176—180.

Сикстель Т. А. Стратиграфия континентальных отложений верхней перми и триаса Средней Азии. Тр. САГУ, новая серия, вып. 176, геологич. науки, кн. 13, Ташкент, 1960, стр. 3—146.

Соболевская К. А. Основные моменты истории формирования флоры и растительности Тувы с третичного времени. В кн.: «Материалы по истории флоры и растительности СССР», III, 1958, стр. 249—315.

Соловьев А. М. К вопросу о зараженности грибными болезнями пихтовых лесов Лениногорского лесхоза. Тр. Каз. научно-исследовательского института лесного хозяйства, т. III, 1961, стр. 313—326.

Сосин П. Е. Гастеромицеты Украинской ССР. Автореферат докт. дисс. БИН АН СССР, Л., 1952.

Сочава В. Б. К истории флоры южной части Берингии. «Бот. журнал», 1933, т. 18.

Сочава В. Б. Фратрии растительных формаций СССР и их филогенеза. ДАН СССР, т. 47, 1, 1945.

Сочава В. Б. Вопросы флорогенеза и филогенеза маньчжурского смешанного леса. В кн.: «Материалы по исследованию флоры и растительности СССР», т. 11, М.—Л., 1946, стр. 283—320.

Степанова Е. Ф. Вертикальная поясность растительности хребта Тарбагатай. Тр. Института ботаники АН КазССР, т. 7, Алма-Ата, 1959, стр. 3—57.

Страхов Т. Д. Патологический процесс у растений и дегенерация возбудителей головни, ч. I. Патологический процесс и факторы среды. «Микробиология», 1952, т. XXI, вып. 6.

Страхов Н. М. Основы исторической геологии. Ч. 1 и 2, М.—Л., 1948.

Струве К. и Потанин Т. Поездка по Восточному Тарбагатаю летом 1864 г. «Записки Русск. Геогр. об-ва», 1864.

Сушкин П. П. Птицы средней Киргизской степи. Общая часть. Матер. к позн. флоры и фауны Росс. империи. Изд. Моск. об-ва испыт. прир., т. VIII, 1908.

Сьюрд А. Века и растения. Обзор растительности прошлых геологических периодов. М.—Л., 1936.

Тартенова М. О новом виде гриба *Laestadia abietella-sibirica* S. Schwarzman et M. Tartenova, «Известия АН КазССР», сер. биол., 1957, вып. 1 (13), стр. 104—107.

Тартенова М. Заболевание пихты сибирской, вызванное грибом *Laestadia abietella-sibirica* S. Schwarzman et M. Tartenova. Тр. Института ботаники АН КазССР, т. 6, Алма-Ата, 1959, стр. 195—241.

Тартенова М. *Phoma abietella-sibirica* S. Schwarzman — паразит пихты сибирской. В сб.: «Материалы первого координационного совещания микологов республик Средней Азии и Казахстана». Фрунзе, 1960, стр. 78—88.

Тартенова М. К весенней микофлоре Южных Кызылкумов. Тр. Института ботаники АН КазССР, т. 9, Алма-Ата, 1961, стр. 124—133.

Тахтаджян А. Л. О принципах, методах и символах филогенетических построений в ботанике. Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., 5, 1947, стр. 95—120.

Тахтаджян А. Л. Филогенетические основы системы высших растений. «Бот. журнал», 1950, 32 (2), стр. 113—139.

Тахтаджян А. Л. Происхождение покрытосеменных растений. М., 1954.

Тахтаджян А. Л. Экологическая эволюция покрытосеменных и проблема происхождения умеренной флоры Евразии. Тезисы докладов, вып. III, секция флоры и растительности. 1. Делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества, Л., 1957, стр. 37—43.

Тихомиров Б. А. О лесной фазе в послеледниковой растительности севера Сибири и ее реликтах в современной тундре. В кн.: «Материалы по истории флоры и растительности СССР», I, М.—Л., 1941.

Тихомиров Б. А. К происхождению ассоциаций кедрового стланика (*Pinus pumila* L.). В кн.: «Материалы по истории флоры и растительности СССР», 2, М.—Л., 1946, стр. 491—537.

Толмачев А. И. О происхождении тундрового ландшафта. «Природа», 1927, № 8.

Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.—Л., 1954.

Толмачев А. И. К изучению арктической флоры СССР. «Бот. журнал», 1956, т. XLI, № 6, стр. 783—796.

Толмачев А. И. Некоторые основные представления флорогенетики. Тезисы докладов, вып. III, секция флоры и растительности. I. Делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества, Л., 1957, стр. 44—49.

Толмачев А. И. Проблемы происхождения арктической флоры и истории ее развития. Там же, стр. 50—59.

Толмачев А. И. Ареал вида и его развитие. В кн.: «Проблема вида в ботанике», I, М.—Л., 1958, стр. 293—316.

Толмачев А. И. О происхождении некоторых основных элементов высокогорных флор северного полушария. В кн.: «Материалы по истории флоры и растительности СССР», т. III, М.—Л., 1958, стр. 316—360.

Траншель В. Г. Ржавчинные грибы в их отношении к систематике сосудистых растений. Юбилейный сборник, посвященный И. П. Бородину, 1927, стр. 282—291.

Траншель В. Г. Ржавчинные грибы, как показатели родства их хозяев, в связи с филогенетическим развитием ржавчинных грибов. «Сов. ботаника», 1936, № 6, стр. 133—144.

Траншель В. Г. Обзор ржавчинных грибов СССР. М.—Л., 1939.

Тугаринов А. А. Северная Монголия и птицы этой страны. «Матер. комисс. по иссл. Монг. и Танну-Тув. нар. респ. и Бурятск. АССР», 3, 1929.

Туртанова-Кетова А. И. Юрская флора хребта Каратау (Тянь-Шань). Тр. Геологического музея АН СССР, т. VI, Л., 1930.

Туртанова-Кетова А. И. Некоторые юрские семена и цветки голосеменных из Средней Азии и Южного Казахстана. В кн.: «Палеонтология», т. VI, 1950.

Ульянищев В. И. Головневые грибы. В кн.: «Микофлора Азербайджана», т. I, Баку, 1952.

Ульянищев В. И. Ржавчинные грибы. В кн.: «Микофлора Азербайджана», т. II, 1959; т. III, Баку, 1960.

Ульянищев В. И. Новый вид головневого гриба из Азербайджана. Доклады АН Азербайджанской ССР, т. XV, 1959, стр. 415—418.

Утешев А. С. Климаты Казахстана. В кн.: «Очерки по физической географии Казахстана», Алма-Ата, 1952, стр. 155—196.

Федченко Б. А. Флора Западного Тянь-Шаня. Ботанические результаты экспедиций 1897 и 1902 гг. и свод предшествующих исследований. Ч. I. Тр. СПб. ботан. сада, т. XXIII, вып. 2, 1904; ч. II, там же, т. XXIV, вып. 2, СПб., 1905.

Фисюн В. В. Флора и растительность Чу-Илийских гор. Автореферат канд. дисс. АН КазССР, Институт ботаники, Алма-Ата, 1953, стр. 1—7.

Фишер-фон-Вальдгейм А. Головневые (монографический очерк), I. Варшава, 1877; II, Варшава, 1878.

Флеров Б. К. Некоторые новые направления в изучении головневых грибов. «Болезни растений», т. XV, 1926, стр. 87—92.

Хохряков М. К. Морфолого-биологическое обоснование систематики грибов рода *Helminthosporium* на злаках. Автореферат докт. дисс. Всесоюзный научно-исследовательский институт защиты растений. Л., 1953, стр. 1—34.

Хохряков М. К. О виде у грибов. «Бот. журнал», 1955, т. 40, № 1, стр. 33.

Хохряков М. К. Некоторые вопросы систематики грибов. Тр. Всес. научн.-исслед. института защиты растений, 3, 1951.

Хохряков М. К. Уточнение таксономического положения грибов на основе экспериментального изучения их изменчивости. В кн.: «Материалы первого координационного совещания микологов республики Средней Азии и Казахстана», Фрунзе, 1960, стр. 61—67.

Цинзерлинг Ю. Д. Материалы к вопросу о связи грибов с различными растительными сообществами. «Матер. по микол. и фитопат.», 1, ПТГ., 1922, стр. 68—76; «Защита растений», 1925, II, 3, стр. 165—170.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада Европейской части СССР. 1932.

Чабан П. С. Казахстанские субтропики. Бостандыкский район Казахской ССР. Материалы исследований растительности Казахстана. Тр. Каз. фил. АН СССР, вып. 20, Алма-Ата, 1941, стр. 201—229.

Черемисин А. Н. Новый гриб на дикорастущем кок-сагызе. Бот. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР, т. VII, М.—Л., 1951, стр. 149—154.

Черемисин А. Н. Патогенная микофлора кок-сагыза. Бот. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР, т. VII, М.—Л., 1951, стр. 155—170.

Черемисин А. Н. Новый вид сферопсидного гриба на кок-сагызе. Бот. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР, т. VIII, М.—Л., 1952, стр. 163—167.

Чигуряева А. А. О находке микроспоры Вельвичии в эоценовых отложениях Западного Казахстана. «Бот. журнал», 1951, т. 36, № 5, стр. 315—316.

Чигуряева А. А. Материалы по микроскопическим остаткам ископаемых грибов из третичных отложений СССР. Бот. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР, т. IX, М.—Л., 1953, стр. 109—114.

Чигуряева А. А. Атлас микроспор из третичных отложений СССР. Харьков, 1956.

Чубуков Л. А. Климат. В кн.: «Казахстан», М.—Л., 1950, стр. 141—176.

Шапошников В. Н. О значении филогенетических признаков в систематике микроорганизмов. Критика современных построений. «Микробиология», 1944, т. XI, вып. 1—2, стр. 1.

Шварцман С. Р. Болезни кенафа и канатника по данным наблюдения 1930 года на Северном Кавказе. В сб.: «Болезни и вредители новых лубяных культур», вып. 3, М., 1933.

Шварцман С. Р. История и перспективы изучения низших растений в Казахстане. «Известия АН КазССР», сер. биологическая, 1945, № 2, стр. 44—50.

Шварцман С. Р. Съедобные грибы Акмолинской области. «Вестник КазФАН СССР», 1945, № 4 (7), стр. 44—45.

Шварцман С. Р. О новом виде гриба *Cenangium kazachstanicum* Schwarzman sp. n. Бюллетень Московского об-ва испытателей природы, отд. биологический, т. LI (4—5), М., 1946, стр. 138—145.

Шварцман С. Р. Съедобные грибы Казахстана. Алма-Ата, 1948.

Шварцман С. Р. Грибы — разрушители древесины и меры борьбы с ними. Алма-Ата, 1950.

Шварцман С. Р. Грибные болезни древесных пород Казахстана и меры борьбы с ними. Алма-Ата, 1950.

Шварцман С. Р. О новых видах грибов *Dothichiza kazachstanica* Schwarzman sp. n. и *Cytospora kazachstanica* Schwarzman sp. n. — паразитах сосны. Ученые записки Казахского гос. университета, т. XIII, вып. 1, сер. биологическая, Алма-Ата, 1951, стр. 98—113.

Шварцман С. Р. и Писарева Н. Ф. Микотрофность некоторых древесных пород Больше-Барсукского лесхоза. Бюллетень по обмену опытом. Изд. Министерства лесного хозяйства КазССР, Алма-Ата, 1952.

Шварцман С. Р. О новом заболевании пихты, вызванном *Phoma abietella-sibirica* Schwarzman sp. n. Бот. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР, т. VIII, М.—Л., 1952, стр. 167—172.

Шварцман С. Р. Грибные заболевания пихтовых древостоев Вос-

точно-Казахстанской области. «Известия АН КазССР», сер. биологическая, 1954, вып. 7, стр. 35—44.

Шварцман С. Р. и Леонова Н. М. Грибные болезни и микоризы главных древесных пород Западно-Казахстанской области. Тр. Института ботаники АН КазССР, т. I, Алма-Ата, 1955, стр. 146—176.

Шварцман С. Р. О новом заболевании сосны в Северном Казахстане. Тр. Института ботаники АН КазССР, т. II, Алма-Ата, 1955, стр. 3—115.

Шварцман С. Р. Микориза травянистых и древесных растений, произрастающих в песках Большие Барсуки. Тр. конференции по микотрофии растений, М., 1955, стр. 222—226.

Шварцман С. Р., Никулина Н. А., Афанасьева Е. А. Грибные болезни семян некоторых древесных и кустарниковых пород Казахстана и Киргизии. Ученые записки Казахского гос. университета, т. XVII, сер. биологии и почвоведения. Алма-Ата, 1955, стр. 102—117.

Шварцман С. Р. Главнейшие грибные болезни орехоплодных и плодовых Бостандыкского района. В кн.: «Природа и хозяйственные условия горной части Бостандыка». Алма-Ата, 1956, стр. 158—183.

Шварцман С. Р. О новом заболевании ели тяньшанской, вызванном *Neo-Naumovia tianschanica* Schwarzman sp. n. Ученые записки Казахского гос. университета, т. XXI, сер. биологии и почвоведения. Алма-Ата, 1956, стр. 54—63.

Шварцман С. Р., Леонова Н. М., Антипова Н. Г. Паразитная и сапрофитная микофлора березы бородавчатой в условиях Северного Казахстана. Тр. Института ботаники АН КазССР, т. 4, Алма-Ата, 1956, стр. 76—110.

Шварцман С. Р. О новом виде гриба *Coëmansia almaatensis* Schwarzman sp. n. Ученые записки Казахского гос. университета, сер. биологии и почвоведения, т. XXIX, Алма-Ата, 1957, стр. 83—93.

Шварцман С. Р. Степень изученности микофлоры Казахстана. Тезисы докладов. Делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества, май, 1957, вып. V. Споровые растения. Л., 1957, стр. 58—60.

Шварцман С. Р. Особенности микофлоры Казахстана. Тезисы докладов научной конференции биолого-почвенного факультета КазГУ, посвященной 40-летию Октябрьской социалистической революции. Алма-Ата, 1957, стр. 10—11.

Шварцман С. Р. Паразитная и сапрофитная микофлора главных древесных и кустарниковых пород Казахстана. Первая Межвузовская конференция по защите леса. Министерство высшего образования СССР, Московский лесотехнический институт, вып. 1, М., 1958, стр. 81—84.

Шварцман С. Р. Грибные ресурсы Казахстана. «Известия АН КазССР», сер. ботаники и почвоведения, 1958, вып. 1, Алма-Ата, стр. 3—15.

Шварцман С. Р. Споровые растения Казахстана. В кн.: «Ботаника в Казахстане». Сб. статей, посвященный IX Международному ботаническому конгрессу в Канаде. Алма-Ата, 1959, стр. 29—58.

Шварцман С. Р. Материалы к флоре гастеромицетов Казахстана. Тр. Института ботаники АН КазССР, т. 7, Алма-Ата, стр. 227—267.

Шварцман С. Р. Новый род сумчатого гриба (сем. *Stictidaceae*) в Тянь-Шане. Бот. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР, т. XII, М.—Л., 1959, стр. 224—228.

Шварцман С. Р. Редкий гастеромицет *Anthurus Archeri* (Berk.) Fischer в Казахстане. Бот. материалы Отд. споровых растений БИН АН СССР, т. XII, М.—Л., 1959, стр. 257—261.

Шварцман С. Р. Третичные реликты среди гастеромицетов Казахстана. «Изв. АН КазССР», сер. ботаники и почвоведения, 1960, вып. 1 (7), стр. 3—14.

Шварцман С. Р. Головневые грибы. В кн.: «Флора споровых растений Казахстана». Т. II, Алма-Ата, 1960.

Шварцман С. Р. и Кравцев Б. И. Грибные болезни пустынных кустарников Казахстана. Тр. Института ботаники АН КазССР, т. 9, Алма-Ата, 1961.

Шварцман С. Р. Влияние условий корневого питания на течение заболевания пшеницы, вызываемого мучнистой росой. Тр. Института ботаники АН КазССР, т. 9, Алма-Ата, 1961, стр. 135—179.

Шварцман С. Р. Итоги и перспективы изучения микофлоры Казахстана. В кн.: «Материалы первого координационного совещания микологов республик Средней Азии и Казахстана», Фрунзе, 1960, стр. 19—40.

Шварцман С. Р. и др. Мучнисто-росяные грибы. В кн.: «Флора споровых растений Казахстана». Т. III, Алма-Ата, 1961.

Шварцман С. Р. и Корнилова В. С. Находка гриба *Physothermum* в ископаемом состоянии. «Вестник АН КазССР», 1961, № 8, стр. 106—108.

Шварцман С. Р. Элементы микофлоры Казахстана. Казахский гос. университет к сорокалетию Республики. Сб. научных статей, Алма-Ата, 1961, стр. 327—360.

Шафер В. Основы общей географии растений. М., 1956.

Шенников А. П. Некоторые данные о флоре почвенных грибов в различных ассоциациях. «Известия Бот. сада», XXVI, вып. 3, стр. 205—208.

Шишкин И. К. Александровский хребет. Гл. V в работе В. В. Сапожникова «Экспедиция в Джаркентский и Пржевальский уезды». Предварит. отчет о ботан. исслед. в Сибири и Туркестане в 1912 г. СПб., 1913.

Шкапский О. А. Две поездки в горы Ташкентского уезда. «Изв. ИРГО», 1906, т. XLII, вып. 1.

Шлыгин Е. Д. Геологическая история и геологическое строение Казахстана. В кн.: «Очерки по физической географии Казахстана», Алма-Ата, 1952, стр. 59—127.

Щербина Т. С. Головневые грибы Корельского перешейка. «Бот. журнал», 1961, т. XLVI, 12, стр. 1819—1824.

Ярошенко П. Д. Основы учения о растительном покрове. М.—Л., 1950.

Ячевский А. А. О собирании материала по грибной фитосоциологии. «Материалы по микологии и фитопатологии», т. IV, вып. 1, 1922, стр. 20—23.

Ячевский А. А. О редком ржавчинном грибе *Chrysomyxa (Barclayella) deformans* Jacz. «Изв. Лесн. института», 1926, вып. CXXXIII, стр. 131—149.

Ячевский А. А. К вопросу о видообразовании у грибов. «Материалы по микологии и фитопатологии», т. VI, вып. 1, 1927, стр. 239—294.

Ячевский А. А. Голосумчатые. Л., 1926.

Ячевский А. А. Мучнисто-росяные грибы. Л., 1927.

Ячевские А. А. и П. А. Определитель грибов, т. I. Фикомицеты. М.—Л., 1931.

Ячевский А. А. Основы микологии. М.—Л., 1933.

Ainsworth G. C. and Sampson K. The British Smut Fungi. 1950.

Bauch R. Über die systematische Stellung von *Tilletia sphagni* Nawaschin. «Ber. Deutsch. Bot. Ges.», LVI, 1938, s. 73—85.

Beck G. Schedae ad «Kryptogamas exsiccatas» editae a Museo Palatino Vindobonensi. «Ann. Naturhist» Cent. I. Hofmus 9, Wien, 1894, p. 119—142.

Benes K. Neue Erkenntnisse aus dem Gebiet der Paleomycologie der Kohle. «Freib. Forsch.», H—C, 30, 1956.

Benes K. Paleomykologicky vyzkum sloje Anezky ze sokolovského tnedouhelného reviru. «Sb. pr. VSB», Ostrava, 1958.

Benes K. Důkaz fosilních prodovreckových hub z karbóskéhóuhlí. Cas. nár. musea. 128, 1959.

- Benes K. Sclerotinit in Upper Silesian coals. «Prirod. cas. slezsky, c. 4, 1959.
- Bessey E. A. Some problems in fungus phylogeny. *Mycologia*, 34, 4, 1944.
- Bessey E. A. Morphology and taxonomy of fungi. Philadelphia, 1950.
- Bisby G. R. The Fungi of Manitoba. 1929.
- Bisby G. R. The Distribution of fungi as compared with that of phanerogams. «Amer. Journ. of Botany», vol. 20, № 4, 1933.
- Bradley M. D. Tilletia in the Capsule of Bryophytes. «Bot. Gazette», Chicago, 36, 1903, p. 306—307.
- Brefeld O. Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mycologie. Bd. I—XV, Leipzig—Munster, 1872—1912.
- Bubák Fr. Die Pilze Böhmens. II. Teil. Brandpilze (Hemibasidii). «Archiv der Nat. Landesdurchforschung von Böhmen», 15, № 3, Prag, 1916.
- Chandra D. Sclerotia in Indian coals. «Quat. J. Geol.», Min. Met. Soc. India, № 1, 1954.
- Ciferri R. *Ustilaginales*. Flora Italica Cryptogama, pars I, Fungi, fasc. XVII, 1928.
- Ciferri R. Quinta contribuzione allo Studio degli *Ustilaginales*. «Ann. Mycologici», 29, № 1—2, 1931, p. 1—74.
- Ciferri R. The criteria for definition of species in mycology. «Ann. Mycologici», 30, 1932, p. 122—136.
- Clements F. E. The origine of the desert climax and climate. Essays in Geobotany in honour of W. L. S. Setchell, 1936.
- Contino E. C. Physiology and phylogeny in the water molds—a reevaluation. «Quart. Rev. Biol.», 30, № 2, 1955, p. 138—149.
- Cookson I. Fossil Fungi from Tertiary Deposits in the Southern Hemisphere. Part. I. Proc. Linn. Soc., N. S. Wales. LXXII, 3—4, 1947.
- Cruchet P. Note sur deux nouveaux parasites du *Polygonum alpinum* L. «Bull. Herb. Boissier», II, 8, 1908, p. 245—247.
- De Candolle P. A. Flore française. 6, Paris, 1815.
- De Toni J. B. Sylloge Ustilaginearum et Uredinearum etc. In P. A. Saccardo «Syll. Fungorum», 7, 1888, p. 499.
- Dietel P. Reihe Uredinales. In Engler u. Prantl «Die Natürlichen Pflanzenfamilien». Bd. 6, 1897 b, s. 24—81.
- Dietel P. Betrachtungen über die Verteilung der Uredineen auf ihren Nährpflanzen: «Centrbl. Backteriologie», II Abt., Bd. XII, 1904, s. 218—234.
- Dietel P. Betrachtungen zur Systematik der Uredineen. I. «Mycol. Centralbl.» Bd. V, H. 2, 1914, s. 65.
- Dietz R. S. Ocean Basin Evolution by Sea Floor Spreading. «Abstract of Symposium papers of Fourth Pacific Science Congress», Honolulu, Hawaii, 1961, p. 357.
- Drath A. Badania petrograficzne z kopalni Radziokow-Gorny Slask. «Panstw. Geol. Biul», 21, 1939.
- Edwards W. N. An eocene microthyriaceous fungus from mull. «Scotland. Transact. Brit. Mycol. Soc.», Pl. 8, Cambridge, 1922, s. 66—72.
- Engler A. Über Herkunft, Alter und Verbreitung extremer xerothermischer Pflanzen. «Sitzungsber. d. königl. Preuss. Akad. d. Wissensch.», XX, 1914.
- Ettlinghausen C. Die fossile Flora des Tertiär-Beckens von Bielefeld. «Denkschr. K. Akad. Wiss. Naturwiss. Cl.» Bd. 27 s. 3—98; Bd. 29, s. 1—100, Wien, 1866 i 1868.
- Felix I. Studien über fossile Pilze. «Ztschr. d. Deutsch. Geol. Gesellschaft». Bd. XLVI, 1894, s. 269.
- Fischer G. W. Manual of the north Amer. smut fungi. 1953.
- Gams H. Systematische und genetische Pflanzengeographie. a)

Areal und Florenkunde. «Fortschr. Bot.». Bd. 22. Berlin-Göttingen-Heidelberg, 1960, s. 75—86.

Göthan W. u. Weyland H. Lehrbuch der Paläobotanik. Berlin, 1954.

Hennings P. Fungi Turkestanici. «Hedwigia», 37, 1898, p. 290 — 292.

Hohnel F. von. Mycologische Fragmente. «Ann. Mycolog.», 2, 1904, p. 38—60.

Holton C. S. Genetic phenomena in the smut fungi as related to the dynamics of the species. «Phytopathology», vol. 44, № 7, 1954, p. 352 — 355.

Janchen E. Die Stellung d. Uredineen u. Ustilagineen in Sistem d. Pilze. «Oesterr. Bot. Ztschr.» Bd. 72, 1923.

Johanson A. E. An endo-operculate Chytridiaceous fungus: *Karlingia rosea* gen. nov. «Amer. Jour. Bot.», 31, 1944.

Karelin G. et Kirillov I. Enumeratio plantarum in desertis Songoriae Orientalis et in jube summarum alpinum: Alatau anno 1841 collectarum. «Bull. Soc. natur.» Moscou, № 1, 1842; № 2, № 3, 1842.

Kendrick E. L. Rase groups of *Tilletia caries* and *Tilletia foetida* for varietal-resistance testing. «Phytopathology», 51, № 8, 1961, p. 537—540.

Kidston R. u. Lange W. H. On old red sandstone Plants showing structure. «Transact. Royal Soc.» XLII, Edinburg, 1921, p. 855.

Killermann S. Reihe Hymenomyceteae. In Engler u. Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Bd. 6, Leipzig, 1928, s. 99—283.

Kirchheimer F. Grundzüge einer Pflanzenkunde der deutscher Brankohlen. Halle S. 1937.

Kirchheimer F. Ein neuer Beitrag zur Kenntnis der Braunkohlenflora in der Lausitz. «Beitr. z. Biol. d. Pflanzen.» Bd. 27, Berlin, 1941, s. 189—231.

Kirchheimer F. Zur Kenntnis der Alttertiärflora von Wiesa bei Kamenz (Sachsen). «Planta». Bd. 32, H. 4, Berlin, 1942, s. 418—446.

Kochman J. Grzyby Glowniowe Polski. Ustilaginales Poloniae. Warszawa, 1936.

Köck C. Fossile Kryptogamen aus der cozenen Braunkohle des Geiseltales. «Nova Acta Leopold». N. F. 6, H. 40, Halle S., 1939, s. 333 — 359.

Koepfen W. u. Wegener A. Die klimate der geologischen Vorzeit. 1924.

Kotlaba F. u. Pouzar Z. Novy nález vzácné houby spicaticky stepni — *Galeropsis desertorum* Velen. et Dvor. v. Československu a poznámky k rodu *Galeropsis* Velen. «Česká mycol.» 13, № 4, 1959, s. 200 — 211.

Kreisel H. Zunderschwämme, *Fomes fomentarius* L. ex Fr. aus dem Mesolithikum. «Wissensch. Zeitschr. der Ernst Moritz Arndt—Universität Greifswald». Bd. VI, Greifswald, 1956—1957, s. 299—301.

Lamotte R. S. Catalogue of the Cenozoic Plants of North America Through. «The Geological Society of America Memoir». 51, Oakland, California, 1952.

Ledebour C. F. Flora altaica. «Scripsit C. F. von Ledebour. adjutoribus C.A.Meyer et von Bunge». I, 1929; II, 1830; III, 1831; IV, 1833.

Li Hui-Lin. A theory on the Ancestry of Angiosperms. «Acta biotheoret.» 13, № 4, 1960, p. 185—202.

Lindau G. Fungi imperfecti. In «Rabenhorst's Kryptogamen Flora». Bd. I. Abt. VIII, 1910.

Linder D. H. The genera *Kickella*, *Martensella* and *Coëmansia*. «Farlovian». A Journal of Cryptogamic Botani, vol. I, № 1, 1943, p. 49—77.

Lindtner V. Ustilaginales Jugoslaviae. 1950.

Ling Lee. A contribution to the knowledge of the Ustilaginales in China. «Mycological papers», № 11, 1945.

Ling Lee. A second contribution to the knowledge of the Ustilaginales of China. «Mycologia», XLI, 3, 1949, p. 252—269.

Ling Lee. Taxonomic notes on the Ustilaginales. II. «Lloydia», 16, № 3, 1953, p. 180—192.

Link H. F. Caroli a Linné Species Plantarum. Editio quarta, etc. 6, 2, Berolini, 1825, p. 9.

Liro J. I. Ustilagineen Finnlands. I. «Ann. Acad. Sc. Fenn. Aboensis». Ser. A. T. XVIII, № 1, Helsinki, 1924.

Liro J. I. Ustilagineen Finnlands. Idem. II, T. XLII, Helsinki, 1938.

Machatschek F. Landeskunde von Russisch-Turkestan. Stuttgart, 1921.

Maire R. Contribution à l'étude de la flore mycologique des Pyrénées. «Bull. Soc. Bot. France», IV, 8, p. CXLIV—CLXV, 1908, p. 273.

Massart J. Esquisse de la géographie botanique de la Belgique. Bruxelles, 1910.

Maximovicz C. J. Primitive Florae amurensis. Versuch einer Flora des Amur-Landes. Mem. Acad. Sci. de St. Petrb., 1859.

Maximovicz C. J. Melanges biolog. IX, 1859, p. 23—24.

Meschinelli Al. Fungorum fossilium omnium hucusque cognitorum Iconographia. Vicetiae, 1898.

Moesz G. A. Kárpát-Medence üszöggombai. 1950, p. 1—170.

Mundkur B. B. a. Thirumalachar M. J. Ustilaginales of India. The Commonwealth Mycological Ins. Kew, Serrey, 1955, p. 1—84.

Neny-Stolz G. Zur Flora der Niederrheinischen Bucht während der Hauptflößbildung unter besonder Berücksichtigung der Pollen und Pilzreste in den hellen Schichten. «Fortschr. Rheinld. u. Westf», 1—2, 1958, s. 503—525.

Ohmüller. Uredo utriculosa Ohmüller. In. «Vierter Ber. d. bot.». Ver. in Landshut, 1873, p. 70.

Osborn T. G. B. The lateral roots of Amydon radicans and their Mycorrhiza. «Annals of Botany», XXIII, 1909, p. 603—611.

Oudemans G. A. S. A. Enumeratio systematica Fungorum. La Haye, I—V, 1919—1924.

Overholts L. O. The Polyporaceae of the United States, Alaska and Canad. London, 1953.

Petrak F. Beiträge zur Pilzflora der südlichen Alpenländer und Norditaliens. «Ann. Mycolog.», 20, 1922, p. 126—159.

Petrak F. Beiträge zur Pilzflora Südost-Galiziens und der Zentral-karpathen. «Hedwigia», 65, 1925, p. 179—330.

Pilát A. Polyporaceae. In «Atlas des champignons de l'Europe», III, Praha, 1936—1942.

Pilát A. Übersicht der europäischen Auriculariales und Tremellales unter besonderer Berücksichtigung der tschechoslowakischen Arten. «Acta Musei Nationalis Pragae», vol. XIII, B. 4, Praha, 1957, s. 115—210.

Pilát A. Übersicht der europäischen Clavariaceen unter besonderer Berücksichtigung der tschechoslowakischen Arten. «Acta Musei Nationalis Pragae», vol. XIV, B. 3—4, Praha, 1958, s. 129—255.

Pilát A. Eocronartium muscicola (Pers. ex Fr.) Fitzp. «Ceska Mykologie», 13 (1), 1959, s. 25—26.

Pilát A. Agaricales. Praha, 1951, p. 5—719.

Pop E. Die Pliozäne Flora von Borsec (Ostkarpathen). «Univ. Reg. Ferd. I. Cluj Fac. de Stiinte», Cluj, 1936.

Potonie R. Zur Mikrobotanik der Kohlen und ihrer Verwandten. «Arb. Inst. für Paläobot. und Petrographie der Brennsteine», 4, 1934.

Potonie R. u. Venitz U. Zur Mikrobotanik des miozänen Humodils der niederrheinischen Bucht. «Arb. Inst. Paläobot.», 5, 1934.

Rehm H. Discomyceten. In Rabenhorst's Pilze, III, 1896.

Reichert J. Die Pilzflora Aegyptens. (Eine mycogeographische Studie). «Engler's Botanische Jahrbücher», LVI, 1921, p. 598—727.

Reid C. u. Reid E. M. The pliocene flora of the Dutch-Prussian border. Gravenhage, 1915.

Robin H. The genetics of *Ustilago maydis*. «Genet. Res.», № 2, 1961, p. 204—230.

Rostrop Fr. G. E. Ustilagineae Daniae. «Danmarks Brandsvampe». Kopenhagen, 1890.

Saccardo P. A. Sylloge Fungorum, I—XXV, 1882—1931.

Savile D. B. O. Notes on boreal Ustilaginales. «Canad. J. Bot.», 31, № 5, 1953, p. 663—674.

Savile D. B. O. A phylogeny of the Basidiomycetes. «Canad. J. Bot.», 33, 1, 1955.

Savile D. B. O. Notes on boreal Ustilaginales, II. «Canad. J. Bot.», 35, № 3, 1957, p. 279—286.

Savulescu T. Monographia Uredinalium R. P. R. I—II, 1953.

Savulescu T. Ustilaginales R. P. R. I—II, 1957.

Savulescu T. Beitrag zur Systematik der Ustilaginalen. «Sydowia», 1956.

Schellenberg H. C. Die Vertreter der Gattung *Sphacelotheca* De By. auf den *Polygonum*-Arten. «Ann. Mycol.», V, 1907, p. 385—395.

Schellenberg H. C. Die Brandpilze d. Schweiz., 1911.

Schrenk A. Bericht über eine, im Jahre 1840, in die östliche Dsungarische Kirgisensteppe unternommene Reise. «Beiträge zur Kenntnis des Russ. Reiches». T. VII, № 4, 1845.

Schröter J. Ueber die geographische Verbreitung der Pilze. 58 Jahresber. Schles. Gesell. 1880, p. 160—162.

Schröter J. Pilze in Kryptogamen Flora von Schlesien. I, 1885—1889; II, 1893—1908.

Seward A. Fossil Plants, I, 1898, p. 207.

Seymour A. B. Host Index of the Fungi of North America. Cambridge, 1929.

Simoncsics P. Palynologische Untersuchungen an der miozänen Braunkohlen des Salgotarjãner Kohlenreviers. I. Die Sporomorphen — Flora von Katalinbánya. Acta Universitatis szegediensis, t. V, fas. 3—4, Hungaria, 1959.

Skirgiello A. Ascomycetes (Roselliniaceae, Amphisphaeriaceae, ? Meliolaceae), Basidiomycetes (Polyporaceae). Flora kopalna Turowa kolo Bogatyni. Prace Muzeum Ziemi, № 4, 1961.

Stach E. Sclerotien in der Kohle. Glückauf, Bd. 70, 1934.

Stach E. Braunkohlen mikroskopie. In H. Freund. Handbuch der Mikroskopie in der Technik 2 (1), Frankfurt a. M., 1952.

Stach E. u. Pickardt W. Pilzreste (Sclerotinit) in paleozoischen Steinkohlen. Paleont., Bd. 31, 1957.

Stach E. u. Chandra D. Petrographische Studien am Braunkohlensklerotinit. Braunk. Wärme, Energie, H. 23—24, 1956.

Stanier R. The cultivation and nutrient requirements of a Chitridiaceous fungus. *Rhizophlyctis rosea*. «Jour. Bacter.», 43, 1942.

Straus A. Beiträge zur pliocänflora von Willershausen III. Die niederen Pflanzengruppen . . . Paleont. B. 93, H. 1—3, Stuttgart, 1953, s. 1—44.

Sydow H. u. P. Die Mikrosporen von *Anthoceros dichotomus* Raddi, *Tilletia abscondita* Syd. nov. sp. Ann. Myc. I, 1903, p. 174—176.

Sydow H. Fungi himalayensis. Ann. Mycol., XXXVI, 1938, 437—442.

Tai L. A list of fungi hitherto known from China. Part 3. Basidiomycetes. Sci. Rep. nat. Tsing Hua. Univ. Ser. B. II, 1937, p. 297—418.

Teng S. C. A contribution to our knowledge of the higher Fungi of China, 1939.

Thaxter R. New or peculiar Zygomycetes. «Bot. Gaz.», 24, 1897,

p. 1—15.

Thiergart F. Die Mikropaläontologie als Pollenanalyse im Dienst der Braunkohlenforschungs. «Schriften aus dem Gebiet der Brennstoff — Geologie». H. 13, Stuttgart, 1940.

Wegener A. Die Entstehung der Kontinente und Ozeane, 4 Aufl., Braunschweig, 1929.

Weiss F. E. A Mycorrhiza from the Lower Coal Measures. Ann. of Botany», XVIII, 1904, p. 255.

Yen W. Y. Recherches systématiques, biologiques et cytologiques sur les Ustilaginales de Chine. «Thèses présentées à la Faculté de sciences de l'université de Paris». Sér. A, № 341, 1937.

Yen W. Y. Ustilaginees d'Afrique recueillies par M. Murat. II, «Rev. Mycol. Ann. Cyt. Exot.», nouv. sér. 3, 1938, p. 7—13, 85—90.

Zablocka W. O kopalnych grzybach trzeciorzędowych z kopalni soli w Wieliczce. «Bull. Int. Acad. Pol. Sci.» Letters ser. B., s. 181—185, Cracovie, 1931.

Zablocka W. Fungi. In: Szafer W. Flora pliocenika z Kroscienka na Dunajcem. «Rozpr. Wydz. mat.-przr». 72. dz. B. Krakow, 1946, s. 2—4.

Zeller L. Das vorkommen von Galeropsis desertorum Vel. et Dvor. «Ungarn. Ann. Univ. Scient. Budapest». Sec. biol. 3, 1960, p. 415—425.

Zilling H. Ustilagineen Europas. 1932.

Zundel G. L. The Ustilagineae of south Afrika. Bothalia, III, 1938, p. 283—330.

Zundel G. L. The Ustilaginales of the World. Contribution, № 176, Pennsylvania, 1953, p. 1—410.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава I. Эколого-географический очерк микофлоры Казахстана	4
Глава II. Систематический обзор микофлоры Казахстана	58
Глава III. Элементы микофлоры Казахстана	80
Глава IV. К истории формирования микофлоры Казахстана	101
Глава V. Головневые грибы как показатели родства питающих растений в связи с их филогенезом.	125
Глава VI. Обсуждение материалов и выводы	150
Литература	159

Софья Рувиновна Шварцман

МАТЕРИАЛЫ К ИСТОРИИ МИКОФЛОРЫ КАЗАХСТАНА

Редактор *Р. И. Суворова*
Худ. редактор *И. Д. Сущих*
Тех. редактор *З. П. Ророкина*

* * *

Сдано в набор 15/VI 1962 г. Подписано к печати 10/IX 1962 г.
Формат 60×90¹/₁₆. Печ. л. 11,5. +4 вклейки. Бум. л. 5,75. Уч.-изд. л. 12.
Тираж 1000. УГ01699. Цена 1 руб.

Типография Издательства АН КазССР. Алма-Ата, ул. Шевченко, 28.
Зак. 71.